

CAHIERS DE BIOLOGIE MARINE

TOME I
CAHIER I
1960

EDITIONS DE LA
STATION BIOLOGIQUE DE
ROSCOFF

CAHIERS DE BIOLOGIE MARINE

(PUBLICATION TRIMESTRIELLE)

ÉDITÉS PAR

CHARLES BOCQUET

Caen

PIERRE DRACH

Paris et Roscoff

MAURICE FONTAINE

Paris

CLAUDE LÉVI

Strasbourg

MARCEL PRENANT

Paris

BERTIL SWEDMARK

Kristineberg

et

GEORGES TEISSIER

Paris et Roscoff

Les Cahiers de Biologie Marine publient, sous forme de mémoires, de notes et, éventuellement, de revues et de chroniques, des études consacrées aux organismes marins et à leur milieu.

Le Comité de rédaction souhaite recevoir des manuscrits portant sur les aspects les plus divers de la Biologie Marine et de l'Océanographie. Les textes pourront, s'il est nécessaire, être publiés en une langue autre que le français, mais devront, dans ce cas, être accompagnés d'un résumé en français.

Le tome annuel sera composé normalement de quatre cahiers. Si le Comité de rédaction juge utile de consacrer un cahier supplémentaire à la publication d'un mémoire particulièrement volumineux, ce cinquième cahier sera compris dans le prix de l'abonnement annuel.

La correspondance scientifique et les manuscrits doivent être adressés à

M. le Professeur G. TEISSIER

Laboratoire de Zoologie, I, rue Victor-Cousin, Paris-V*

Les abonnements sont reçus par :

Inderdoc - Périodiques

12, rue Pierre-Curie, Paris-V*

Abonnement pour 1960 : 60 NF — Le Cahier : 15 NF

Présentation des Cahiers de Biologie Marine

Les "Cahiers de Biologie Marine", qui paraîtront désormais tous les trois mois, seront consacrés à l'étude des organismes marins et de leur milieu.

Il s'agit là d'un très vaste domaine qui empiète, en bien des endroits, sur des territoires traditionnellement réservés à des sciences plus classiques. Mais les limites d'une discipline ne peuvent être définies que par ceux qui la pratiquent, et il suffit de se reporter aux motions finales de deux grands colloques réunis en 1956, sous le patronage de l'Union Internationale des Sciences Biologiques, pour constater que le terme de Biologie Marine doit être pris, d'un consentement unanime, dans son acception la plus large.

Nous souhaitons donc que beaucoup de spécialistes de disciplines diverses viennent tour à tour nous exposer le résultat de leurs travaux, et nous voudrions que le contenu de nos Cahiers soit aussi varié qu'il est possible. Nous voudrions surtout avoir la collaboration de beaucoup de ceux qui, sous d'autres cieux et sur d'autres rivages, s'attachent à des problèmes voisins des nôtres. Nous faciliterons cette collaboration en acceptant, chaque fois que cela sera nécessaire, qu'un mémoire soit écrit en une langue autre que le français et demanderons seulement à son auteur de nous donner un substantiel résumé en français.

Désireux de répondre à quelques-uns des vœux émis au cours des colloques internationaux de Roscoff et de la Jolla, nous avons pensé qu'il serait bon, dès le début, d'amorcer l'étude de quelques problèmes importants, qui se retrouveront au cours des années, dans nos Cahiers successifs.

Notre première étude sera une reprise et un prolongement d'un mémoire classique de Georges Pruvot. Après plus de soixante ans, son "Essai sur les fonds et la faune de la Manche Occidentale comparés à ceux du Golfe du Lion", reste un ouvrage fondamental pour la connaissance des côtes françaises et, jusqu'à une date récente, il n'a pas paru possible de faire mieux. Les progrès des techniques de sondage et de navigation ont changé complètement les conditions du travail et l'on verra, dans ce Cahier et dans les suivants, que cette nouvelle étude des fonds des environs de Roscoff s'est montrée des plus instructives. Il s'agit là d'un travail d'équipe, organisé par la direction de la Station Biologique de Roscoff, contrôlé, en ce qui concerne la partie géologique, par J. Bourcart, et, en ce qui concerne la partie zoologique, par G. Teissier, mais dont tout le mérite revient à G. Boillot et à L. Cabioch.

Un court mémoire, publié dans ce Cahier, est le premier d'une série que nous avons l'intention de consacrer à la Génétique des populations de Sphéromes. Malgré certaines apparences, il s'agit là d'un sujet d'étude qui appartient à la Biologie Marine plus qu'à tout autre discipline. Nous montrerons, en effet, en temps voulu, que les particularités présentées par les distributions des géotypes que nous avons identifiés, ne peuvent s'expliquer que par le mode de vie strictement littoral de ces Isopodes, et par la façon dont ils réagissent aux conditions locales des stations très nombreuses qu'ils peuplent au long des côtes atlantiques et méditerranéennes.

Deux ou trois autres thèmes, qui, comme les précédents, sont de ceux dont l'étude a été recommandée par l'ensemble des spécialistes, apparaîtront dans nos prochains Cahiers, mais nous conserverons toujours beaucoup de place à des travaux hors programme, qui seront accueillis d'autant plus volontiers qu'ils apporteront un plus grand élément de diversité à une publication qui aurait tout à perdre à être trop rigoureusement planifiée.

G. T.

LA RÉPARTITION DES FONDS SOUS-MARINS AU LARGE DE ROSCOFF (FINISTÈRE)

par

Gilbert Boillot

Laboratoire de Géographie Physique et de Géologie Dynamique de la Faculté des Sciences, Paris.

Résumé

Un travail océanographique a été entrepris dans la Manche, au large de Roscoff (Finistère). L'auteur résume ses observations sur les fonds rocheux et sédimentaires dont il a dressé une carte à l'aide de 900 dragages. Il montre que les fonds meubles sont actuels ou quaternaires, et que les fonds rocheux sont parfois calcaires (éocènes). La répartition des dépôts du littoral vers le large est décrite, et les mécanismes de la sédimentation analysés. Les remaniements de roches anciennes sont importants, mais actuellement les apports d'origine biologique le sont encore plus, au-delà du « prisme littoral ». Ce sont les courants de marée qui répartissent les dépôts suivant leur force, en transportant les grains depuis les zones productrices, privées de sédiment, vers les zones d'accumulation, qui sont parfois de vastes dunes hydrauliques.

Abstract

An oceanographic research program was undertaken in the Channel area off Roscoff coast (Finistere). A sedimentary chart was drawn. It shows that rock grounds are sometimes calcareous (eocene) and that soft sediments are pleistocene or recent. The author studies the sedimentary patterns and the mechanisms of deposition. The reworking of old rocks is important, but more important is the biological sedimentation off the "littoral prism". The main transportation agents are the tidal currents that carry away the grains from the production area to accumulation regions, sometimes characterized by hydraulic dunes.



Les géologues ont longtemps admis que les dépôts sont répartis du plus grossier au plus fin quand on s'éloigne de la côte vers le large. C'est poser comme principe que les matériaux viennent du continent et du littoral, et que la mer ne fait que les trier selon l'éloignement du rivage et la profondeur. Mais les observations océanographiques n'ont pas toujours confirmé ces idées, bien au contraire. En Manche, par exemple, tout se passe autrement. Les sédiments fins sont littoraux, localisés au fond des baies ou dans les estuaires ; puis se trouvent des sables, et enfin, au large, des graviers et des cailloutis. Faut-il admettre que l'origine de ces sédiments est en mer et que les courants les répartissent vers la côte ?

La Manche est une mer épicontinentale, comme le furent autrefois le bassin parisien et le bassin de Londres, dont elle faisait alors partie. De nos jours, elle seule est revenue au domaine maritime. Depuis combien de

temps ? Les dépôts actuels sont-ils comparables à ceux du Bassin de Paris, par exemple, formés au cours du Tertiaire ?

Les réponses à ces questions sont encore très incomplètes. La Manche est mal connue malgré de multiples recherches, et y entreprendre ce nouveau travail n'était sans doute pas inutile. La première partie en est achevée et m'a permis de dresser une carte précise des fonds dans une région délimitée. Cette carte doit sans doute intéresser les écologistes, à la recherche des différents milieux de vie, et c'est pourquoi je la présente ici.



FIGURE 1

Situation géographique de Roscoff et emplacement de la carte des fonds.

Pour ces recherches, Roscoff est un centre très favorable (fig. 1). L'Université de Paris y possède un beau laboratoire et un solide bateau de 22 m, « le Pluteus ». Les biologistes, qui aident et continueront mon travail au point de vue écologique, y sont à demeure. C'est ainsi que L. Cabioch fut chargé de décrire la faune là où je prélevais des sédiments, et dessinera une carte des populations animales sur la carte des fonds. Ces renseignements, à leur tour, me seront très utiles pour localiser l'origine des débris organogènes qui forment beaucoup de dépôts.

Enfin, la Bretagne est un pays peu élevé, où les rivières ont un débit faible et régulier qui ne perturbe pas les phénomènes marins. Elles traversent des terrains hercyniens, surtout granitiques et schisteux, jamais calcaires. Leurs apports sont à la fois réduits et de nature homogène, ce qui simplifie l'étude de la sédimentation.

J'ai donc trouvé à Roscoff de très bonnes conditions, qui ont favorisé mon étude. C'est un plaisir pour moi de remercier mon Professeur, J. Bourcart, qui m'a conseillé d'y travailler, et le Directeur de la Station, G. Teissier, qui m'en a ouvert les portes, mettant à ma disposition tout ce dont j'avais besoin. C'est sous sa direction que l'étude de la faune a été entreprise par un biologiste pendant que je m'occupais des fonds. Nous avons formé en mer, zoologiste et géologue, avec les marins du « Pluteus », cette équipe de travail sans laquelle rien n'aurait été fait. Je suis heureux de remercier tous ces précieux collaborateurs.

HISTORIQUE

Les cartes marines publiées par le Service Hydrographique portent toujours des indications lithologiques des fonds. De nombreux auteurs ont utilisé ces précieuses données en y ajoutant leurs observations personnelles. Le premier fut Delesse en 1871. Il a décrit les sédiments de la Manche : ce sont des sables, des graviers, des cailloux, selon la force des courants ; toujours d'après Delesse, les cailloux sont privés de sable par les mouvements de l'eau. Quant aux graviers, dont le contour est inexplicable par le jeu des courants actuels, ils sont anciens, « remaniés du Crétacé ». Ces idées sont très importantes. Il s'y mêle des erreurs, comme par exemple l'origine crétacée des graviers, mais le moteur de la sédimentation dans la Manche, les courants de marée, est déjà reconnu.

A Roscoff même, c'est G. Puvot, en 1897, qui fit les premières recherches sur la répartition des fonds sous-marins. Son but était en réalité d'étudier la géographie des organismes. Mais à ce propos il eut à décrire les milieux biologiques et on lui doit une carte lithologique qui s'étend à trois milles au N de Batz, autant à l'W de Roscoff et à plus de 6 milles à l'E.

Dans le mémoire qui accompagne cette carte, Puvot sépare nettement la région émergée à marée basse de la zone toujours sous-marine. Mais il semble plus intéressé par la première de ces zones que par la seconde, où ne sont distinguées que des régions rocheuses et des fonds de gravier ou de sable. Pour cette partie, ses tracés ne coïncident pas avec les miens. On peut en conclure que les fonds se sont déplacés depuis soixante ans. Mais le vocabulaire des marins roscovites les désigne par des noms précis, qui se transmettent par la tradition depuis bien plus longtemps. Il est plus probable que Puvot s'est fié aux indications portées sur les cartes marines, lesquelles sont trop dispersées pour établir des contours.

Il n'en reste pas moins que, pour la zone intercotidale et même la région sous-marine qui s'étend jusqu'à 30 m de profondeur, la carte de Puvot est un document très précieux. Les biologistes de Roscoff l'utilisent encore. Pour la région située plus au large, ce sont surtout ses idées qu'il faut retenir. Comme Delesse, il insista sur le rôle des courants de marée dans la répartition des fonds. A son avis, ce sont ceux-ci qui ont transporté les coquilles accumulées en certains points et qui empêchent le dépôt de la vase en conservant leur propriété aux sables.

L'étude de la zone intercotidale fut ensuite continuée dans la même région, mais toujours du point de vue écologique, par P. de Beauchamp et ses élèves. De cette étude est né le beau livre : *Les grèves de Roscoff*, qui n'a cessé de faire autorité depuis sa parution en 1914. On peut y lire la description des différentes plages et le rôle des limons et des sables dans leur édification. C'est à cette époque que J. Bourcart commença à travailler à Roscoff. Il y reviendra souvent par la suite et j'aurai à citer son nom de nombreuses fois à propos d'autres études.

En Angleterre, un travail un peu analogue à celui de Puvot fut entrepris par E. Allen en 1899. Il fut ensuite continué par E. Ford

(1923), J. Smith (1932), H. VEVERS (1951), et récemment par N. HOLME (1955). Comme PRUVOT autrefois, ces auteurs se sont surtout intéressés aux populations animales et, incidemment, à la nature des fonds. Mais on doit y ajouter les observations de L. CRAWSCAY (1908) et de H. WORTH (1908), qui sont plus géologiques. Dans le mémoire de HOLME, qui résume les précédents en y ajoutant de nouvelles observations, il est décrit 80 prélèvements environ, trop dispersés pour permettre le tracé d'une carte. D'après les échantillons de sédiments qui sont analysés, les fonds semblent moins grossiers près des côtes anglaises qu'aux abords de Roscoff.

Ces travaux ont été faits à partir des stations biologiques et à faible distance. D'autres sont consacrés à la Manche dans son ensemble, ou même à des sujets plus généraux encore. C'est le cas des recherches de J. THOULET, qui publia en 1922, à la suite de DELESSE, une carte lithologique sous-marine des côtes de France, où se trouvent décrits les principaux fonds sédimentaires. Cette carte couvre en particulier la région maritime de Roscoff, mais elle est difficilement utilisable. Thoulet n'a pas pris garde aux changements de fonds qui sont parfois rapides. Si son travail est précieux pour avoir une idée de la nature des fonds dans une mer comme la Manche, il ne peut servir de base à une carte à plus petite échelle.

Par la suite, deux bateaux océanographiques français ont consacré de nombreuses campagnes géologiques à la Manche. Le *Pourquoi Pas* avant 1936 et le *Président Théodore Tissier* à partir de 1935.

Les observations faites à bord du *Pourquoi Pas* sont réunies dans l'important travail de L. DANGEARD (1928). La plus grande partie est consacrée au substratum rocheux de la Manche, mais l'étude des sédiments quaternaires et actuels n'a pas été négligée pour autant. Très souvent, le *Pourquoi Pas* a dragué des cailloutis. Beaucoup sont considérés par l'auteur comme des fragments de roche provenant d'affleurements submergés. Mais à son avis, certains autres, qui sont de nature pétrographique variée et sans rapport avec la géologie du tréfonds, ont probablement été transportés au Quaternaire par des glaces flottantes. La mer les a remaniés par la suite : « Il est probable qu'une partie des graviers dragués au large provienne du remaniement des terrains quaternaires » (p. 195). Ces terrains peuvent avoir été cimentés. Dangeard a dragué dans le Golfe de Gascogne des morceaux de Poudingue et il pense que, par leur démantèlement, ces poudingues pourraient fournir des graviers aux sédiments actuels. Il généralise cette hypothèse à la Manche, mais localise le phénomène aux seules lignes de rivage.

Par la suite, c'est à bord du *Président Théodore Tissier*, navire océanographique de l'Office des Pêches, que se poursuivirent ces recherches (L. FURNESTIN, 1937 ; L. BERTHOIS et L. FURNESTIN, 1938 ; J. BOURCART, 1955 ; L. et C. BERTHOIS, 1955). Une carte montrant la répartition des fonds fut ébauchée par J. BOURCART. Elle indique au large de Roscoff de vastes surfaces pierreuses qui s'étendent jusqu'au milieu de la Manche. Quand les dépôts sont sableux, ils ont surtout une origine biologique (débris coquilliers, Bryozoaires, etc.). Leur granulométrie est en rapport avec les courants qui se font sentir profondément et déposent des grains de tailles différentes selon leur force (L. BERTHOIS).

Ces idées ont été reprises et développées à l'occasion des études préliminaires à la construction de la grande usine marémotrice du Mont-Saint-Michel (J. Bourcart, 1957 ; J. Bourcart et G. Boillot, 1959). Toute l'étendue de la Baie, entre les Iles Chausey, Cancale et Granville, a été prospectée par 320 dragages et une carte précise de la répartition des sédiments a pu être dessinée. Elle a montré que les dépôts deviennent plus fins et plus calcaires quand on approche de la côte, en même temps que les courants de marée perdent de leur énergie. Ce sont d'abord des graviers, entre Chausey et Cancale, puis des sables biogènes, enfin de la tange, qui est une poudre calcaire littorale. Tous les apports viennent du large, mais actuellement, ils sont surtout organogènes et calcaires.

De l'Angleterre enfin, les géologues ont commencé au cours de ces dernières années, de nouvelles recherches dans la Manche. Mais elles concernent surtout le tréfonds rocheux et non la sédimentation actuelle (W. King, 1954).

Avant de commencer mon travail, je disposais donc d'idées générales nombreuses. Mais les travaux monographiques, à l'exception de la carte du Mont-Saint-Michel, sont plus rares. Mon premier souci a donc été de récolter un très grand nombre d'échantillons, en des points rapprochés, pour tracer les limites exactes de la répartition des sédiments.

MÉTHODES

Il fallait pour mener à bien ce travail deux conditions : calculer sa position avec exactitude, choisir un moyen de prélèvement satisfaisant. Pendant la campagne de 1958 et au début de la première campagne 1959, j'ai utilisé pour faire le point un cercle hydrographique. C'est assurément un moyen précis, mais qui nécessite au moins trois repères sur la terre ferme pour mesurer les angles sous lesquels on les voit du bateau. Cela suppose une bonne visibilité et une courte distance à la terre.

Depuis le printemps 1959, le *Pluteus* a été doté d'un récepteur Decca qui a définitivement remplacé le cercle hydrographique. Le progrès a été considérable. Avec autant de précision (30 mètres), mais sans qu'il soit besoin de voir la côte, par simple lecture sur des cadrans, on calcule en un temps très court sa position à chaque arrêt.

Pour les prélèvements j'ai utilisé la drague Rallier du Baty (fig. 2). C'est un instrument très solide qui peut s'accrocher sur les fonds rocheux sans trop de dommage, et d'un excellent rendement. 90 % au moins des coups de drague sont productifs. Mais les échantillons ne sont pas récoltés en un point précis. La drague traîne nécessairement sur les fonds, parfois sur plus de 50 m, et peut les mélanger. Il arrive souvent que le gravier, par exemple, soit plus ou moins sableux dans un même échantillon. En fait, ce qui est un défaut pour le sédimentologue devient un avantage en cartographie. Un ramasseur Léger donnerait un échantillon prélevé en un point précis, mais on n'aurait aucune idée de l'hétérogénéité des fonds.

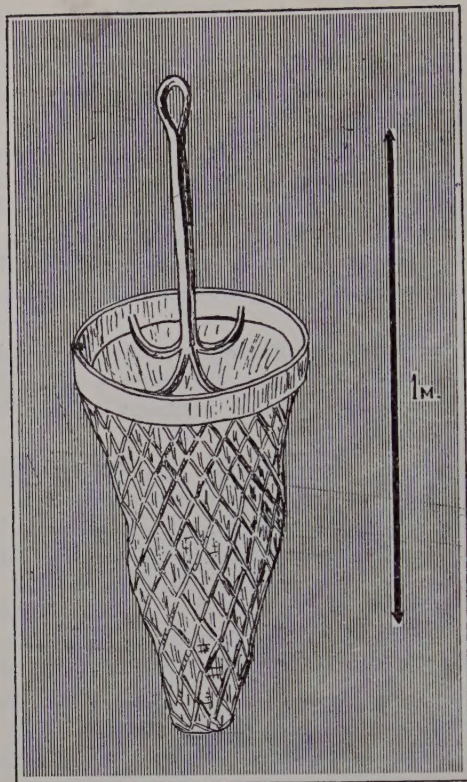


FIGURE 2

Drague Rallier du Baty

(le filet de la drague est doublé intérieurement d'un sac de toile).

Au total, nous avons réalisé près de 900 dragages, régulièrement répartis sur une surface de 600 km² (fig. 3). Leur espacement moyen est de 900 m. On remarquera sur la figure les alignements des prélèvements dans la partie Nord, grâce au réseau Decca, alors que dans la partie SE, les points de dragage sont irrégulièrement répartis, quand le point se faisait au cercle hydrographique.

Chaque échantillon a été défini par sa granulométrie. Cailloux, gravier, sable grossier et sable moyen et fin ont été séparés. Dans les graviers, on a trié à la main les coquilles et les éléments minéraux. Dans les sables, la quantité de calcaire a été mesurée par pesée avant et après attaque à l'acide chlorhydrique (échantillons secs). Il ne s'agit donc pas d'une étude statistique, qui ne se justifiait pas en raison du mode de prélèvement trop imprécis, mais d'une granulométrie plus simple, permettant une définition des sédiments dans un cadre assez large (1). Le tableau suivant résume ces définitions :

(1) Les mesures ont été faites en grande partie par Mlle S. Boncens, aide-technique au Laboratoire de Géographie Physique, que je remercie.



FIGURE 3
Emplacement des prélèvements.

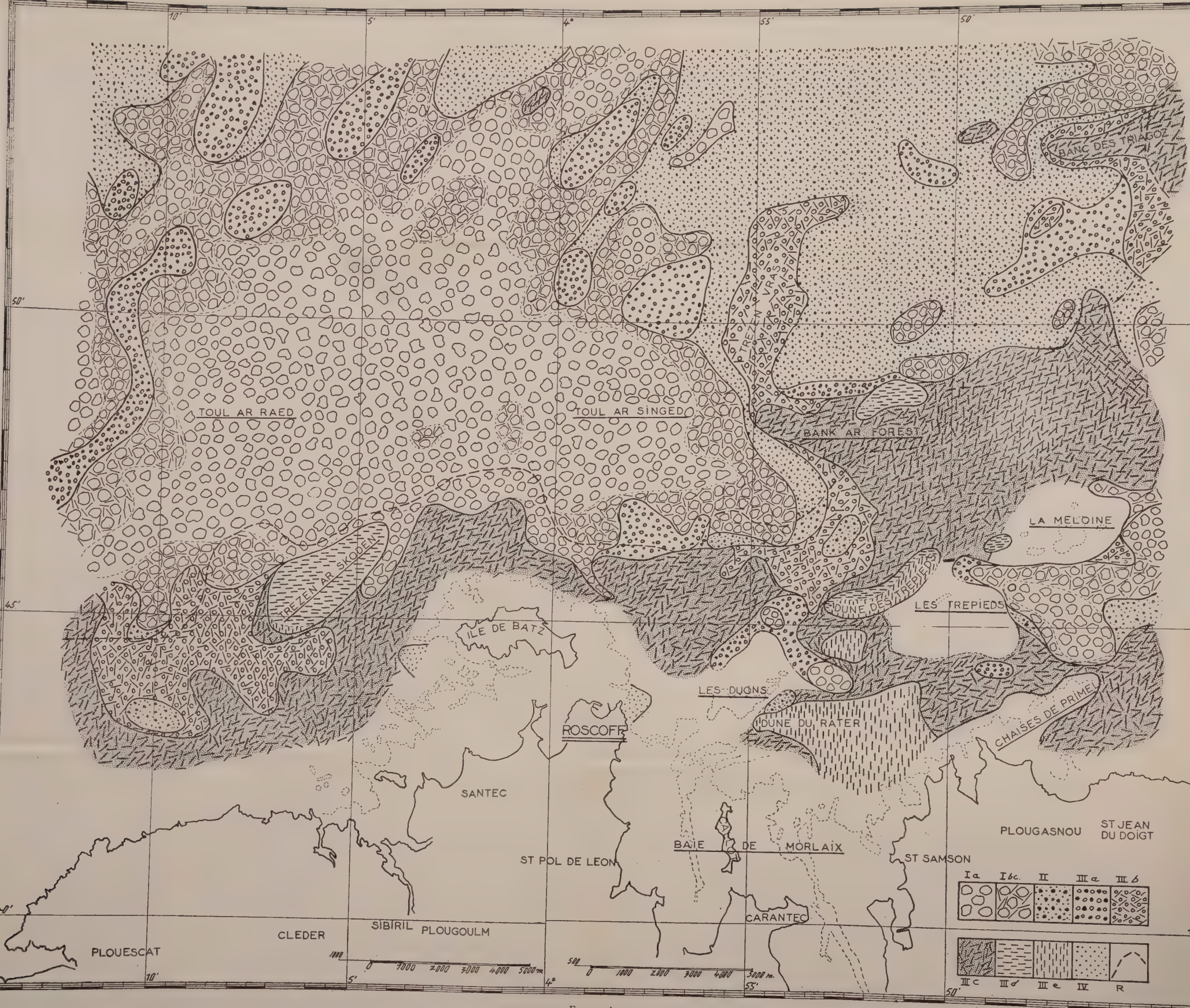


FIGURE 4

Schéma de la répartition des sédiments au large de Roscoff (pour la légende, voir tableau de la page 9 ; les tirets indiquent la limite Nord du plateau rocheux).

A - Les zones du large

- I. — Plus de cailloux que de sable et de gravier. Zone I : Cailloutis
 — de 100 à 70 % de cailloux Ia
 — moins de 70 % de cailloux Ib
 Précisions éventuelles : voir notes g', k, kk, r, s', v, vv.
- II. — Plus de gravier que de cailloux ou de sable. Zone II : Graviers
 Précisions éventuelles : voir notes : cc, c, k, kk, l, r, s, v, vv.
- III. — Plus de sable que de cailloux ou de gravier. Zone III : Sables
 (ces sables sont calcaires à plus de 70 %)
 — de 40 à 15 % de cailloux IIIa Sables caillouteux
 — moins de 15 % de cailloux
 — entre 30 et 4 % de gravier IIIb Sables graveleux
 — moins de 4 % de gravier
 indice de triage (2) supérieur
 à 1,6 IIIc Sables hétérogènes
 indice de triage inférieur à 1,6 :
 médiane supérieure à 1 mm IIId Sables grossiers dunaires
 médiane inférieure à 1 mm IIle Sables fins dunaires
 Précisions éventuelles : voir notes : b, c, g, k, l, ll, m r, t, v, x.

B - Zones littorales et infralittorales

Précisions éventuelles : voir notes.

C - Zones rocheuses

Le substratum rocheux affleure souvent dans les régions peu éloignées du littoral. Dans ce cas, il a été cartographié avec un figuré spécial, qui se surimpose aux précédents. Hors de ces zones, les pointements rocheux isolés sont signalés par la lettre R.

Notes

b	plus de 10 % de plaques de Balanes
c	présence de cailloux
cc	plus de 25 % de cailloux
g	entre 15 et 30 % de gravier
g'	gravier plus abondant que le sable (Zone Ib)
k	présence de cailloux calcaires
kk	cailloux calcaires abondants
l	entre 10 et 20 % de débris coquilliers supérieurs à 0,5 mm ou de coquilles
ll	plus de 20 % de débris coquilliers supérieurs à 0,5 cm ou de coquilles
m	moules brisées
R	roche
r	cailloux ou gravier sous forme d'éclats non émoussés (éclats de schiste en particulier)
s	moins de gravier que deux fois la quantité de sable.
s'	sable plus abondant que le gravier (Zone Ib)
t	plus de 20 % de sable quartzeux
v	présence de vase
vv	plus de 2 % de vase
x	sable graveleux (plus de 4 % de gravier) (seulement dans le cas où les zones IIIb et IIIc ne sont pas distinguées).

(2) L'indice de triage, ou écart interquartile géométrique, est la racine carrée du rapport entre le troisième et le premier quartile.

A l'aide de ces échantillons et de leur analyse, j'ai dessiné la carte des fonds. La précision théorique des contours n'excède pas en principe l'espacement entre deux dragages, c'est-à-dire 900 m. En fait, il faut espérer que les erreurs sont beaucoup moins grandes. Mais il est néanmoins certain que des corrections seront apportées au cours des prochaines années, à l'aide de tous les nouveaux dragages qui se feront à partir de la Station. La carte actuelle est nécessairement provisoire.

Le fond topographique est celui du Service Hydrographique de la Marine. Roscoff est à la limite entre deux feuilles (966 et 5 950), dont le parallèle moyen et l'échelle ne sont pas tout à fait les mêmes ($\frac{1}{45\,260}$

et $\frac{1}{45\,500}$). On aurait pu les redessiner, mais la superposition de la carte des sédiments avec les cartes marines serait devenue impossible. Cela aurait été gênant dans l'utilisation pratique, pour la navigation, et j'ai préféré conserver le léger décalage que l'on peut voir sur la carte des sédiments entre la partie Est et la partie Ouest.

Enfin, j'ai réalisé des sondages à l'aide du sondeur du *Pluteus*. Les profils m'ont donné d'utiles renseignements sur la nature des fonds en permettant de repérer les zones rocheuses accidentées, les rides sableuses et les fonds plats.

LES APPORTS CONTINENTAUX OU LITTORAUX LA ZONE CORALLIGÈNE

Le « prisme littoral »

Les apports terrigènes peuvent provenir au bord de la mer soit des cours d'eau et de l'érosion continentale, soit des actions littorales et de l'érosion marine. La région de Roscoff est bien placée pour étudier en Bretagne l'importance respective de ces deux facteurs. Il s'y jette deux petits fleuves, la rivière de Penzé et la rivière de Morlaix, et leurs estuaires ont fait l'objet d'études approfondies (Cl. Francis-Bœuf, 1947).

Le débit de ces cours d'eau est actuellement très régulier et assez faible. Leur possibilité de transport est donc limitée au matériel fin. En fait, les apports sont réduits à la vase des estuaires, localisée dans la zone intercotidale et pour une part d'origine alluviale, et à du sable de quartz fin. Ce sable n'est pas sans importance. Il se mélange aux apports marins à l'embouchure de la rivière de Morlaix jusque dans une proportion de 30 % et en change complètement l'aspect. Au lieu du sable fin, jaune et oxydé, calcaire à 90 %, de la zone III, sur lequel nous aurons à revenir, on récolte un sable de granulométrie comparable qui appartient encore par sa composition globale à la zone III ; mais il est de couleur grise, parfois même noirci en-dessous de la couche superficielle et très thixotropique.

Mais les rivières de Bretagne n'ont pas été toujours aussi calmes. Dans la Baie de Morlaix, par exemple, surtout dans les zones peu profondes que ne couvre pas ma carte, on drague fréquemment des cailloux, soit anguleux, soit arrondis. Certains peuvent être le produit de l'érosion littorale. Mais la plupart sont d'origine continentale, de nature parfois différente des roches qui affleurent à la côte, et datent du Quaternaire. Je n'insisterai pas sur ce problème, qui a été étudié en 1947 et 1948 par J. Bourcart. Nous y reviendrons à propos de la discussion générale sur les cailloutis du large.

Les apports fluviaux sont donc actuellement réduits. Il n'en va pas de même pour les apports littoraux. Les côtes bretonnes subissent l'assaut continu de la mer, et chaque fois qu'elles sont formées d'une roche meuble, elles reculent d'une façon sensible. Tous les vieux marins se souviennent d'étendues côtières qui ont disparu au cours de ces dernières décades. Le matériel érodé se retrouve sur l'estran des plages. Il s'agit du sable quartzeux blanc et pur des dunes quaternaires, ou des cailloutis et du sable grossier des limons continentaux et des arènes de décomposition granitique. Quand c'est de la roche saine qui borde la mer, elle subsiste sous la forme d'écueils ou de pointes. En général, il s'agit de granite et de granulite, mais des schistes apparaissent à l'embouchure de la rivière de Morlaix et sur les rochers des Duons (fig. 5).

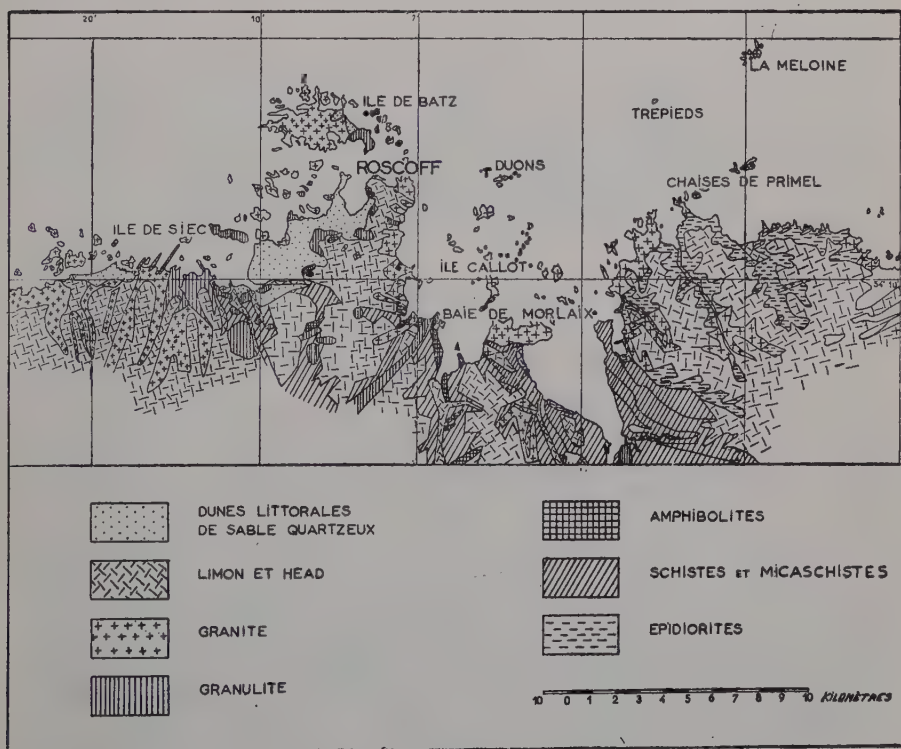


FIGURE 5

Géologie de la côte à proximité de Roscoff, d'après la carte géologique au 80.000°.

La fraction d'origine biologique est moins importante que la fraction terrigène. Déjà Pruvot avait remarqué que les dépôts de la zone intercotidale sont moins calcaires que ceux qui se trouvent en-dessous des plus basses mers. En fait, le taux de calcaire des sédiments de l'estran dépasse très rarement 50 % et, en général, est beaucoup plus faible. Dans l'Aber de Roscoff, par exemple, F. Rullier (1959) n'en trouve pas plus de 15 %. Seuls les dépôts de « tange » font exception. Ils sont assez rares (Baie du Mont-Saint-Michel, Baie de Goulven...). En général, la zone intercotidale est extrêmement terrigène et présente même des caractères constants d'une plage à l'autre (M. Prenant 1958). Elle a été de ce point de vue fort étudiée ces dernières années (Cl. Francis-Bœuf, J. Bourcart, S. Duplaix, 1949 ; M. Prenant, 1955 et 1958 ; A. Guilcher, 1958 ; F. Rullier, 1959 ; M. Lafon, 1953 ; M. Auzel, 1957, pour la Bretagne et la Normandie).

Dans mes dragages, je n'ai eu que rarement l'occasion de retrouver sous la mer ce type de sédiment. Mais, dans certaines conditions, le ressac et les courants de marée peuvent reprendre ce que les actions littorales ont érodé et le déposer au-dessous des plus basses mers. C'est le cas dans le chenal de l'Île de Batz, en face de Roscoff, où les riverains vont chercher des matériaux de construction. Près de la balise de Blosson et près de celle de la Basse Plate, aux deux extrémités du chenal, il s'est formé aux dépens de ces sables deux petites dunes hydrauliques comparables aux accumulations décrites par A. Guilcher dans l'archipel de Molène.

Pour un écologiste, il est probable que tous ces dépôts à forte proportion d'éléments terrigènes méritent d'être différenciés. Mais pour un géologue, ils ont de nombreux caractères communs qui permettent de les réunir. C'est pourquoi, sur la carte, ils sont classés ensemble dans la zone IV (prisme littoral), qu'il s'agisse d'apports fluviaux ou littoraux. Ils sont d'ailleurs localisés dans les zones où j'ai peu travaillé et ne sont cartographiés que rarement.

La zone coralligène

A partir de quelques mètres de profondeur, et jusqu'à 35 m environ, commence une autre zone. Au point de vue biologique comme au point de vue géologique, elle est caractérisée principalement par des algues calcaires. Les fonds de « maërl » sont les plus typiques. Mais il faut y joindre les fonds plus ou moins caillouteux et graveleux encroûtés de *Lithothamnium*. Dans ce cas, les débris rocheux proviennent soit d'anciens dépôts quaternaires soit, plus rarement, de l'érosion littorale. La limite n'est donc pas absolument tranchée avec la zone intercotidale. Mais les encroûtements d'algues indiquent qu'actuellement la sédimentation terrigène est très ralentie. Les apports calcaires d'origine organique sont plus importants. Il n'y a guère qu'autour des écueils (Rochers des Duons, des Trépieds, de la Méloine, Chaises de Primel) que s'y ajoutent des éclats arrachés par la mer aux roches qui émergent.

La définition de la zone coralligène est simple. Mais le substrat des algues est très varié et appartient aux autres zones définies par leur granulométrie ou leur origine. Pour dessiner la carte, il me

fallait choisir entre ces deux critères : présence des algues ou nature du fond. Ce choix est simple quand les dépôts sont formés uniquement de maërl. Mais quand les algues ne font qu'encroûter des cailloux ou des graviers, j'ai préféré baser la cartographie sur leur substrat qui est souvent en continuité avec des zones plus profondes que j'ai davantage étudiées.

Les débris de Moules

Les apports calcaires sont en réalité de plusieurs sortes. En même temps que les algues, vivent de nombreux mollusques dont on retrouve les coquilles. Mais certains fonds sont formés uniquement par l'accumulation de coquilles brisées de moules, qui proviennent de niveaux plus élevés, sur les rochers exposés aux vagues. Ces fonds sont très bien individualisés par rapport aux fonds à Lithothamnium, mais très mêlés aux sédiments du large, dont je ne les ai pas distingués autrement que par un indice (m).

La granulométrie en est très variable. Au pied des rochers, on trouve un sédiment hétérogène qui contient des coquilles entières ou de fins débris, avec quelques éclats rocheux. Un peu plus profondément, il se fait un tri, et l'on aboutit finalement au « sable de moules », décoloré, très bien classé et purement calcaire. Il s'agit alors d'un sable coquillier typique.

*
**

En tant que faciès géologique, ces zones proches du littoral présentent des caractères bien particuliers. Apports terrigènes, algues calcaires et moules sont faciles à distinguer dans les formations récentes comme dans les anciens dépôts. Mais la cartographie en est très difficile. Ils se situent parmi des rochers et des hauts-fonds, et les courants qui circulent dans cette topographie mouvementée varient rapidement en direction et en intensité. En même temps, les fonds changent et il faudrait, pour en dresser une carte précise, faire des prélèvements très rapprochés, ce que je n'ai pas fait. C'est pourquoi les figurés de la carte s'arrêtent avant d'atteindre le rivage.

LES FONDS SÉDIMENTAIRES ANCIENS ET LES ZONES DU LARGE PRODUCTRICES DE SÉDIMENTS

A partir des zones précédentes, on pourrait s'attendre vers le large à l'amenuisement des matériaux sédimentaires. Il n'en est rien, bien au contraire. Quand le bateau s'éloigne du port vers le Nord, en sondant de façon continue, il traverse d'abord des régions où les pointements rocheux sont nombreux et se marquent sur la bande d'enregistrement du sondeur par des ressauts brutaux. Puis, la topographie devient plus douce, mais avec encore des pentes et même des contre-pentes. On se trouve dans la région des sables biogènes où percent encore, ça et là, des rochers. Enfin, commence la « plaine ». Le sondage indique des fonds très plats, à peine inclinés vers le Nord, qui évo-

quent un nivellement par remplissage (3). Ce sont les graviers et les cailloutis.

Pour la commodité de l'exposé, je commencerai par décrire les cailloutis (zone I de la carte, 1, si les galets composent plus de 70 % des échantillons recueillis, 1, s'il s'y mêle du gravier et du sable mais que le pourcentage des cailloux est encore supérieur à celui des éléments moins grossiers).

La taille des cailloux est assez variable. Les plus petits ne mesurent que 4 ou 5 cm, les plus gros 25 à 30 cm. Mais il est probable qu'il existe aussi des blocs plus volumineux, que la drague ne peut ramener à cause de son ouverture trop réduite (25 cm de rayon). La forme est cependant comparable, quelle que soit la dimension. Il s'agit presque toujours de galets assez peu émoussés et fortement dissymétriques. Font seulement exception de rares débris rocheux complètement altérés, dont il faut rechercher l'origine dans un galet désagrégé, des débris calcaires, et quelques cailloux éclatés par le gel.

Toujours ces galets sont de nature pétrographique très variée. Pour Ch. Vélain (1886), L. Dangeard (1928) et G. Dubois (1929), ils ont été transportés par des glaces flottantes détachées de la côte à une époque froide du Quaternaire. Leur source est dans le limon pierreux qui recouvre la Bretagne du Nord, une partie de la Normandie et les régions plus nordiques. Pour J. Bourcart (1938), ce limon s'est déposé dans la Manche à une époque de régression médio-quaternaire. La mer n'a fait que le remanier et le trier, en façonnant ses éléments, à son retour sur le Plateau continental. Dans ces deux hypothèses, l'âge des cailloux est celui des limons, c'est-à-dire moustérien (Ch. Barrois, 1897), ou encore celui du « head » pierreux qui est plus récent (L. Guillaume, 1936).

Plusieurs observations fondamentales m'ont permis de préciser ces idées. Si la plupart des cailloux se montrent parfaitement nus, à part les encroûtements d'organismes actuels, et semblent donc appartenir à une formation meuble, certains possèdent encore la trace d'un ciment calcaire qui les a réunis autrefois. J'ai même recueilli des échantillons de conglomérats dont les éléments grossiers présentent les mêmes caractères que les galets ou les graviers meubles. Le plus souvent, il s'agit d'un poudingue de graviers, mais parfois des cailloux s'y trouvent inclus.

Le calcaire se présente aussi sous une autre forme qu'un simple ciment. Il contient alors des débris d'organismes marins. Mais en réunissant ces cailloux, il a parfois permis de conserver leur gisement. Par exemple, j'ai trouvé à plusieurs reprises des galets éclatés par le gel dont les fragments légèrement disjoints étaient cimentés. Il est donc certain que leur gélivation s'est faite sous un climat continental froid et humide, sur le lieu même du dépôt. Sans cela, les fragments éclatés auraient été séparés. Cette conclusion est très importante (4).

(3) Une semblable hypothèse a été émise tout récemment par J. Bourcart à propos du Plateau continental méditerranéen (1959).

(4) Ceci ne doit sans doute pas être étendu aux très gros blocs qui parsèment çà et là la Manche, et dont on comprend mal un transport par des fleuves ou par des coulées boueuses. L'hypothèse des glaces flottantes leur convient mieux, mais ils seraient alors postérieurs aux cailloutis proprement dits. De même, les galets que l'on drague aux abords de la côte ont sans doute une autre origine que les cailloutis du large, comme semble l'indiquer leur morphologie différente. Nous y reviendrons.

Les cailloutis ne sont pas un dépôt marin et, de plus, ils sont antérieurs au dépôt du calcaire qui les a cimentés.

Il ne faut pas non plus envisager un remaniement important par la mer transgressive. Nombreux sont les galets gélivés dont les arêtes ne sont pas émoussées. Ils sont restés à la place où les fleuves et les coulées boueuses les ont déposés lors de la brusque fusion des glaces à la fin d'une époque froide. Seuls les graviers ont pu être repris parmi les cailloux, émoussés et mêlés aux apports biogènes calcaires de leur ciment.

Cette formation consolidée, les conglomérats coquilliers à ciment calcaire, a été décrite en 1942, sur les côtes de Vendée (J. Bourcart, P.-H. Fischer, P. Marie, 1942). Elle a été retrouvée en 1948 par J. Bourcart près du Château du Taureau, dans la Baie de Morlaix : « La roche offre l'aspect du béton ou d'un mortier dont l'agrégat est formé de graviers ou de granules de quartz... le tout cimenté par un calcaire fin » (p. 185). C'est exactement sous ce faciès que je l'ai récoltée de nouveau, entre la Méloine et Primel tout d'abord, sous un faciès littoral, avec des Littorines, des Gibbules et des Huîtres, plus au large ensuite, avec des Bryozoaires, des plaques de Balanes et des coquilles (*Pectunculus*, *Venus casina*, etc.). La micro-faune des conglomérats récoltés au Château du Taureau a été étudiée par P. Marie. Elle a vécu sous un climat plus chaud que l'actuel, ce qui permet de dater le dépôt du Quaternaire ancien et de le rapprocher du Tyrrhénien méditerranéen. Du même coup, l'âge des cailloutis se trouve précisé. Ils ne datent pas de la dernière époque froide, qui est post-tyrrhénienne, mais d'une autre régression, plus ancienne. Il ne faut pas les comparer aux limons de Bretagne.

Mais le calcaire n'a pas seulement un intérêt stratigraphique. Il joue aussi un grand rôle dans la sédimentation actuelle. De nombreux organismes travaillent à sa destruction, Annélides, Cliones ou Cryptogames en particulier. La circulation continue de l'eau sur le fond en active la dissolution, et le résultat global est de libérer tous les éléments qui se trouvaient cimentés. Ce peut être du gravier, mais aussi des coquilles ou des débris calcaires, et même du sable de quartz (on le distingue du sable côtier parce qu'il est généralement émoussé luisant).

La conséquence de ce phénomène est très importante. Par exemple, le conglomérat, une fois désagrégé, est trié par les courants. Les galets volumineux restent en place et forment les cailloutis ; les graviers sont entraînés, et avec eux, les éléments plus fins qui les accompagnent ; et tout cela va alimenter les sédiments actuels dans les zones d'accumulation. Les cailloutis sont un sédiment résiduel. Là où ils affleurent, toute leur couverture tyrrhénienne a été enlevée et dispersée. Plus qu'un hard-ground, c'est un fond érodé.

Le Quaternaire n'est pourtant pas le seul dépôt ancien remanié. J. Bourcart a signalé (in P. Lemoine, 1912, et P. Lemoine et R. Abrard, 1922) au NW de Roscoff un affleurement de calcaire éocène. A deux reprises au moins, nous avons dragué en place ce calcaire et, sur une large surface au N de Batz, il fournit de multiples débris. C'est un grès calcaire à ciment calcaire, formé de Foraminifères (Alvéolines, en particulier) et de débris biogènes variés, très friable contenant par-

fois des algues calcaires. Plus encore que le Tyrrhénien, il est démantelé sous la mer par les Mollusques perforant, les Cliones, les Polydora, etc. Tout autour des affleurements, entre les cailloux, on récolte un sable brun clair, entièrement fait de débris de cette roche. Nombreux sont les auteurs qui ont trouvé des Alvéolines ou des Nummulites, dans les sables sous-marins actuels et même sur les plages (J. Bourcart, 1958). Leur lieu de production est encore parmi les cailloutis où pointe parfois la roche en place et où se désagrègent des galets calcaires.

Enfin — mais ce n'est pas leur moindre rôle — les galets toujours balayés par les courants sont peuplés d'une très abondante faune fixée ou libre : Bryozoaires, Balanes, Eponges, certains Lamellibranches, Ophiures, etc... A leur mort, ces organismes sont entraînés eux aussi par les courants. Ils forment d'abord une faible couche sur les cailloutis (cailloutis sableux), puis s'accumulent dans des dunes hydrauliques (voir plus loin).

*
**

Les cailloutis sont donc, par excellence, une zone productrice de sédiments. Ils fournissent aussi bien du matériel détritique, remanié de l'Eocène et du Quaternaire, que des débris organogènes actuels. Leur répartition est celle des forts courants de fond, capables de toujours les nettoyer et, par là, de préparer une lacune stratigraphique. Ils dessinent sur la carte une sorte de gant, dont les doigts sont sans doute les chenaux de ces courants.

LES FONDS DE GRAVIER ET DE SABLE CALCAIRE ET LES ZONES D'ACCUMULATION DE SÉDIMENTS

Au large, les zones d'accumulation sont les fonds de graviers et de sables biogènes. On en trouve au milieu des cailloutis. Mais dans les zones que j'ai étudiées, la couche n'est jamais très épaisse. Au contraire, leur importance grandit quand on approche de la côte, en même temps que les sédiments deviennent plus fins. Ce sont d'abord les graviers. Ensuite, commencent les sables, mal classés, riches en coquilles et graviers, puis mieux triés mais grossiers, et enfin parfaitement classés et très fins.

Les graviers (zone II)

Les graviers sont très rarement purs. Souvent, ils contiennent du sable, comparable aux sables organogènes des dunes hydrauliques et un peu de vase (5 à 7 % au maximum). Ils occupent au NE de Roscoff des étendues considérables mais correspondent à des fonds plats, en continuité avec les zones de cailloutis. Souvent on drague en

même temps qu'eux des galets, trop volumineux pour avoir été déplacés par les courants de marée, et qui appartiennent plutôt au substatum caillouteux affleurant par places. Leur épaisseur doit être très faible.

La source de ce sédiment était dans le conglomérat quaternaire. Le façonnement des graviers est ancien, soit continental, soit marin, antérieur ou contemporain de la transgression tyrrhénienne. Mais cette source est actuellement tarie. Ce n'est que très accidentellement qu'on retrouve dans les cailloutis des témoins de poudingue. Les graviers meubles ne reçoivent plus d'apports nouveaux, si ce n'est le sable en voie de déplacement et la vase qui les colmatent. Ils diffèrent en cela des sables biogènes, qui continuent à s'enrichir par la production ininterrompue et la mort de nouveaux organismes. Chaque gravier se peuple même d'une épifaune, plus réduite que sur les cailloux, mais cependant capable de produire des fragments calcaires. Les graviers sont ainsi à la limite de la zone de production proprement dite et de la zone d'accumulation actuelle, surtout calcaire.

Les sables calcaires

Les fonds de sables calcaires se remarquent facilement dans la topographie sous-marine. A l'opposé des précédents, ils forment souvent des rides, qui sont des dunes hydrauliques. L. Berthois (1959) en a décrit à l'entrée de la Manche ; il en existe aussi aux environs de Roscoff, mais en général localisées près de la côte, dans les endroits où commencent les pointements rocheux, qui ont sans doute permis leur formation en gênant les courants et en favorisant par là le dépôt des grains qu'ils transportaient. J'en ai trouvé quatre, assez bien individualisés (fig. 4). Au NE, la dune des Triagoz, « à l'ombre » de l'écueil du même nom (fig. 6), puis le Banc de la Forêt, la dune des Trépieds et du Rater, et le Trezen ar Skoden, à l'W de l'Île de Batz. Il faut y ajouter le Trezen Vraz, qui n'est pas une dune, mais une accumulation sableuse peu épaisse, qui ne rompt pratiquement pas la monotonie des fonds plats de cailloux et de gravier.

La plus belle de ces dunes est le Trezen ar Skoden, qui s'étend sur une longueur de 4,5 km (fig. 7). Entre sa base et son sommet, la dénivellation dépasse 15 m. La dune est entièrement faite de débris calcaires et, dans tous les échantillons récoltés, le classement granulométrique est excellent (supérieur à 1,5) (5). Il serait encore meilleur si, au lieu d'utiliser un fractionnement mécanique des sables, on les triait par un courant d'eau. L'influence de la forme des grains serait éliminée. On constate par exemple que les Bryozoaires en articles (*Cellaria*) fournissent des effectifs aux fractions granulométriques les plus fines, alors que les fragments coquilliers se retrouvent dans les fractions plus grossières. Il est certain que cette séparation est due aux plus grandes facilités de transport des coquilles plates que des *Cellaria* allongées ; au point de vue dynamique, ces deux groupes de débris sont équivalents.

(5) Sorting coefficient de Trask, ou écart interquartile géométrique, ou coefficient de triage.

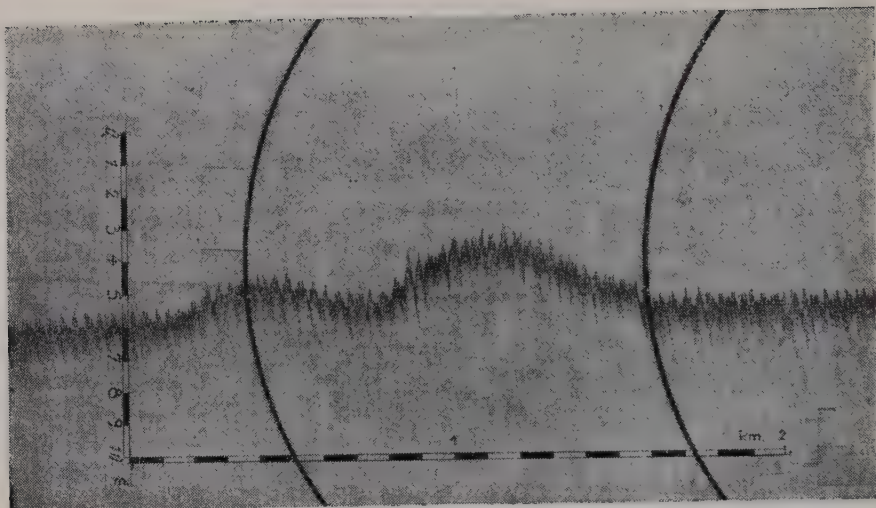


FIGURE 6

Morphologie de l'extrémité ouest du Banc des Triagoz (enregistrement de sondages).

De plus, le Trezen ar Skoden n'est pas toujours formé des mêmes sables. De son bord Nord à son bord Sud, leurs dimensions moyennes diminuent. Sur tout le versant marin, et sur une partie du versant « aval », les grains sont grossiers. (Zone III_a). Ils sont alors faits de 50 % de fragments coquilliers et de débris calcaires non reconnaissables (quaternaires et éocènes pour une part), 25 % de plaques de Balanes (*B. crenatus*), 20 % de Bryozoaires (*Cellaria* surtout), et 5 % de débris d'Ophiures. Ces débris proviennent de zones caillouteuses et du benthos fixé sur les galets.

Sur le banc Sud, les sables sont plus fins (Zone III_b). Les plaques de Balanes ont disparu ; toujours autant de Bryozoaires, mais ce sont des articles de *Crisia*, dont la taille naturelle est petite ; beaucoup plus de spicules d'Ophiures, et encore 50 % de débris coquilliers. L'origine est la même que pour les sables grossiers. Mais, par suite du triage granulométrique, la nature des grains est un peu différente.

Le Trezen ar Skoden est une dune typique, par sa morphologie, par le bon triage des sables et leur répartition du plus grossier au plus fin, par l'origine de ses grains enfin, transportés par des courants depuis les zones caillouteuses productrices. On ne peut s'empêcher de songer aux déserts, où alternent les vastes étendues pierreuses balayées par le vent (regs) et de grandes dunes sableuses, continuellement vanées mais toujours stables.

Le Banc de la Forêt présente les mêmes caractères. Celui des Trépieds-Rater également. Mais ils se complètent mutuellement, le premier étant fait de sables grossiers et le second de sables fins. La dune du Rater forme l'élévation qui sépare du large par une barrière de 12 m la fosse des Cochons Noirs, dans la Baie de Morlaix. Enfin, le Banc de Triagoz ne fait qu'apparaître sur la carte. Ses dépôts sont grossiers, mais sa morphologie est bien dunaire.

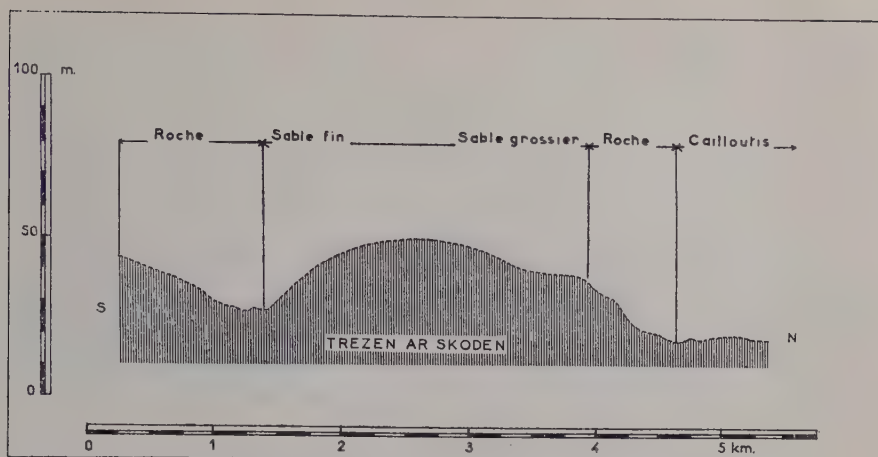


FIGURE 7

Morphologie du Trezen ar Skoden, d'après un enregistrement de sondages.

Vers le large et entre ces dunes, se trouvent des zones mixtes. Ce sont les « sables hétérogènes » (zone III_c et b). On y trouve, en même temps que les débris qui seront triés et déposés selon leur taille à tel ou tel emplacement des dunes, des graviers et des coquilles qui resteront sur place à cause de leur taille. Le Trezen Vras en est fait. C'est en somme une dune ébauchée, mais située dans une zone trop ventilée pour pouvoir s'élever.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Paléogéographie

Après la découverte d'un affleurement de craie dans l'Aber de Roscoff, rias déjà au Crétacé, J. Bourcart (1945), avait pensé que le rivage breton était un trait fort ancien de la géographie. Les documents nouveaux des campagnes du *Pluteus* ne peuvent que confirmer cette idée. A quelques milles au N de Roscoff, l'Eocène affleure sous la mer avec, çà et là, les Algues calcaires du rivage tertiaire. Entre la Méloine et Primel, le Tyrrhénien, en place aussi, contient des Littorines, des Gibbules et des Huîtres côtières. Ces rivages anciens ne furent presque jamais dépassés.

Mais ils furent souvent abandonnés. Deux grandes régressions ont modifié la géographie quaternaire. Elles sont liées aux époques froides et aux glaciations. La première est celle des cailloutis du large (— 150 m au moins). Au Tyrrhénien, la mer est ensuite revenue sur le Plateau continental. Elle a remanié faiblement les cailloutis en triant leurs éléments les moins grossiers et les a mêlés à des coquilles

et à la fine boue calcaire qui, plus tard, formera leur ciment. L'eau s'est alors retirée une nouvelle fois. Les témoins sous-marins de cette période ne sont pas connus, sauf dans les régions peu profondes. Ce sont les cailloutis de la zone infralittorale, qui jalonnent le cours submergé des rivières actuelles. Sans doute à cette époque, les dépôts tyrrhéniens ont été cimentés. Sur la Bretagne proprement dite, se déposaient les limons d'abord, puis, à la fin de la période froide, au moment où commençait la fusion des glaces, le head pierreux.

Enfin, la mer est revenue au Flandrien. Sur la côte, alternent tourbes et sables, dont les derniers forment les dunes littorales qui donnent aux plages leur beau sable blanc. Sous la mer, la sédimentation organogène a repris, mais, en même temps, l'érosion du dépôt tyrrhénien a commencé. Les graviers qui en proviennent furent mis en place ; et, de nos jours, ce remaniement est pratiquement terminé, laissant la place à la sédimentation normale.

Pourquoi la mer revient-elle toujours au même endroit ? On peut l'expliquer par la stabilité du relief. Mais alors la Manche ne se serait pas approfondie, et les couches sédimentaires successives du Tertiaire et du Quaternaire n'auraient pu s'accumuler sans la combler. Il est plus probable que la stabilité des lignes orogéniques directrices en est la cause. Le rivage actuel coïncide avec une flexure. Cette flexure a toujours joué au même endroit. S'il faut peut-être expliquer par l'eustatisme les grandes transgressions et les grandes régressions du Quaternaire, les mouvements secondaires du rivage sont certainement dus à ces mouvements tectoniques (J. Bourcart, P. Roa-Morales, 1957).

Sédimentation actuelle

Les sédiments actuels ont deux sources. Près de la côte, ils sont alimentés par l'érosion littorale et par les débris d'organismes littoraux ou infralittoraux, en particulier par les *Lithothamnium* et les Moules. Au large, ils reçoivent les débris d'organismes qui ont vécu sur les cailloutis et les éléments désagrégés des roches éocènes ou quaternaires.

Les deux sortes de sédiments s'opposent complètement. Jamais je n'ai retrouvé au-delà de 40 m de profondeur des débris de *Lithothamnium*. La dispersion invoquée par A. Rivière pour d'autres régions semble ne pas jouer un grand rôle aux environs de Roscoff. Au large, les sédiments sont très calcaires (les graviers datent très probablement du Flandrien). Ils contiennent des débris de la faune fixée (Bryozoaires, plaques de Balanes, spicules d'Eponges, etc.), avec des débris d'Ophiures, de Lamellibranches ou d'autres animaux qui vivent dans les mêmes conditions. Au contraire, ceux des zones littorales et infralittorales sont souvent terrigènes et siliceux, à l'exception des sables de Moules, et contiennent des débris d'Algues et d'assez nombreux Gastéropodes.

Dans les zones du large, la sédimentation est très discontinue. Les courants de marée, qui se font sentir sur le fond, répartissent les dépôts comme ils se répartissent eux-mêmes. Là où ils sont forts, ils ne laissent rien subsister de meuble sur le fond, à part les galets trop

volumineux pour être transportés. A ces endroits, il n'y a pas de sédiments actuels, mais de la roche ou des cailloutis. Ailleurs, lorsque la vitesse des courants décroît, aux approches de la côte en particulier, ils accumulent sur les dunes tous les débris qu'ils transportaient.

On imagine facilement un ancien dépôt formé dans ces conditions. Il montrera des lacunes de sédimentation, des stratifications entrecroisées, des grès calcaires dont les grains seront rigoureusement calibrés dans chaque niveau, mais de nature très variée, transportés parfois de fort loin, comme par exemple les débris de Bryozoaires qui n'auraient pas pu vivre sur du sable ; dépôt du Plateau continental néritique, mais où les courants violents érodent et remanient sans cesse ce qu'ils ont déposé. Comment ne pas penser à certains faciès du Lutétien dans le Bassin de Paris ?

Programme de recherches

Cette étude est préliminaire. Elle comporte des hypothèses ou des inconnues que l'avenir doit confirmer ou combler. Il faudra établir une relation moins qualitative entre les courants et les fonds, par des mesures précises de courantométrie et de granulométrie, rechercher systématiquement les affleurements rocheux à l'aide d'une drague spéciale, trouver des corrélations plus certaines entre les dépôts quaternaires. Mais, surtout, je me propose dans les prochaines campagnes d'étendre mes observations pour pouvoir les replacer dans le cadre plus général de la Manche. Déjà, cet automne, L. Cabioch a réalisé les dragages entre les côtes anglaises et bretonnes. Les fonds qu'il a trouvés sont assez semblables à ceux de la mer au large de Roscoff. Mais, vers les côtes anglaises, les cailloux disparaissaient progressivement et les dépôts sont plus fins. Les coefficients de marée sont plus faibles au N qu'au S, sans doute du fait de l'accélération de Coriolis. Tout ceci mérite néanmoins vérification. La carte elle-même, publiée ici, subira des corrections. J'espère donc revenir un jour devant les lecteurs qui m'ont fait l'honneur de prêter attention à ces pages. D'ici là, qu'ils considèrent avec indulgence le caractère parfois provisoire de mes observations.

OUVRAGES CITÉS

Service hydrographique de la Marine.

Côtes Nord de la France : de l'Île de Batz aux Sept Îles et de Pontusval à l'Île de Batz. (5950 S.T.) (966).

Carte Géologique de la France au 1/80.000^e.

Feuille 41 (Lannion). Notice de Ch. Barrois.

ALLEN, E.J., 1899. — On the fauna and bottom deposits near the thirty-fathom line from the Eddystone to start point.
Jour. Mar. Biol. Assoc., vol. 5, pp. 365-542.

AUZEL, M., 1957. — Matériaux pour l'étude des plages de Normandie.
Thèse. Paris.

BARROIS, Ch., 1897. — Sur l'extension des limons quaternaires en Bretagne.
Ann. Soc. Géol. du Nord, t. XXVI, pp. 33-34.

- BEAUCHAMP, P. de, 1914. — Les grèves de Roscoff.
Paul Lechevalier, éd., Paris.
- BERTHOIS, L., 1955. — Etude lithologique des sédiments récoltés par le « Président Théodore Tissier » en rade de Brest et en Manche (campagne 1949).
Rev. Trav. Inst. Pêch. Mar., 19, (4), pp. 467-499.
- BERTHOIS, L., 1959. — Remarques sur les rides sous-marines.
Rev. Trav. Inst. Pêch. Mar., 23, (2).
- BERTHOIS, L. et FURNESTIN, J., 1938. — Etude des sédiments dragués par le « Président Théodore Tissier ».
Rev. Trav. Off. Pêch. Mar., 11 (3), pp. 381-424.
- BIGOT, A., 1936. — Bibliographie analytique des travaux sur les plages suspendues et les dépôts de solifluxion dans le Massif Armoricaïn et dans les îles anglo-normandes.
Rev. Géogr. Phys. et Géol. Dyn., 1^{re} série, t. IX, pp. 197-208.
- BOURCART, J., 1938. — La marge continentale, essai sur les régressions et les transgressions.
B.S.G.F., t. VIII, pp. 393-474.
- BOURCART, J., 1945. — Sur l'existence de la craie blanche, en place, dans l'Aber de Roscoff (Finistère).
C.R. Ac. Sc., 303-305, 10 septembre.
- BOURCART, J., 1947. — La sédimentation dans la Manche.
Sess. Extr. Soc. Belge Géol., 19-26 sept., Bruxelles.
- BOURCART, J., 1948. — Le Quaternaire des grèves de Roscoff (Finistère).
B.S.G.F., 5^e, t. XVIII, pp. 181-197.
- BOURCART, J., 1955. — Etude des échantillons récoltés en juillet-août 1946, par le « Président Théodore Tissier ».
Rev. Trav. Inst. Pêch. Mar., 19, (4).
- BOURCART, J., 1957. — Premier rapport sur les fonds meubles de la baie du Mont Saint-Michel.
Bull. C.O.E.C., t. 9, pp. 325-336.
- BOURCART, J., 1958. — Les calcaires éocènes de la Manche et leur contribution aux sables de plages.
Ecl. Geol. Helv., sous presse.
- BOURCART, J., 1959. — Le Plateau continental de la Méditerranée occidentale.
C.R.S. Ac. Sc., t. 249, pp. 1380-1382.
- BOURCART, J. et BOILLOT, G., 1959. — Sedimentation conditions in the Bay of Mont-Saint-Michel.
International Oceanographic Congress. Am. Ass. Adv. Sciences, Washington, pp. 602-605.
- BOURCART, J., FISCHER, P.H. et MARIE, P., 1942. — Sur un grès quaternaire à faune chaude recueilli sur la plage de La Baule.
C.R. Som. S.G.F., 2, pp. 10-11.
- BOURCART, J. et ROA-MORALES, P., 1957. — Les dépôts vaseux de la Rance maritime et de la Baie du Mont-Saint-Michel.
B.S.G.F., (6), VII, pp. 545-552.
- CRAWSHAY, L.R., 1908. — On rock remains in the bed of the english Channel. An account of de dredgings carried out by S.S. « Githona » in 1906.
Jour. of the Mar. Biol. Ass., new series, VIII, 2, p. 99 et sq.
- DANGEARD, L., 1928. — Observations de géologie sous-marine et d'océanographie relatives à la Manche.
Ann. Inst. Océanogr., N. série, VI, fasc. 1.
- DELESSE, 1871. — Lithologie des mers de France.
Paris.
- DUBOIS, G., 1923. — Répartition et origine des galets exotiques dans les formations quaternaires marines au Nord de la France.
Ann. S.G.N., XLVIII, p. 188.
- FRANCIS-BŒUF, Cl., 1947. — Recherches sur le milieu fluvio-marin et les dépôts d'estuaires.
Thèse, Paris, Masson éd.
- FRANCIS-BŒUF, Cl., BOURCART, J. et DUPLAIX, S., 1949. — La couverture sédimentaire de l'Aber de Roscoff (Finistère).
Sédimentation et Quaternaire, France. Led Sam éd. Bordeaux, 1951.
- FORD, E., 1923. — Animal communities of the level sea-bottom in the crater adjacent to Plymouth.
Jour. Mar. Biol. Ass., vol. 13, pp. 164-224.
- FURNESTIN, J., 1937. — Compte-rendu des dragages géologiques de la quatrième croisière du « Président Théodore Tissier » (8 mai-11 juillet 1935).
Rev. Trav. Off. Pêch. Mar., 10, (2), pp. 233-258.

RÉPARTITION DES FONDS SÉDIMENTAIRES ET ROCHEUX

AU LARGE DE ROSCOFF (finistère)

Établie par Gilbert BOLLOT

d'après des diérogages effectués à bord du "Piteux" bateau océanographique de la Station Biologique de Roscoff

ZONE I. — CAILLOUTS

[plus de cailloux que de sable et de graviers]
de 100 à 70 % de cailloux la
moins de 70 % de cailloux lb

Les cailloux sont de taille variable (5 cm à 30 cm et plus). Ils sont en général faiblement éroués et très dissymétriques, de nature pétrographique diverse. La plupart sont cristallins ou gréseux, mais parfois il s'y mêle des fragments de calcaire éocène qui se désagregent sous la mer et fournissent du sable. Cette formation, les cailloutis, est continentale et date du Quaternaire ancien.

ZONE II. — GRAVIERS

[plus de graviers que de cailloux ou de sable]

Les graviers sont rarement purs. Presque partout, il s'y mêle du sable et même un peu de vase, avec de petits cailloux. L'origine de ce sédiment est dans un conglomérat quaternaire, dont le ciment est activement détruit.

ZONE III. — SABLES BIOGÈNES

[plus de sable que de cailloux ou de graviers]
(sables calcaires à plus de 70 %)

40 à 15 % de cailloux Ille Sable caillouteux
moins de 15 % de cailloux :
entre 30 et 4 % de gravier Illb Sable graveleux
moins de 4 % de gravier :

coefficient de classement supérieur à 1,5 :
Illc Sables hétérogènes

coefficient de classement inférieur à 1,5 :
médiane supérieure à 1 mm Illd Sables grossiers dunaires
médiane inférieure à 1 mm Illle Sables fins dunaires

Les sables biogènes sont formés par l'accumulation de débris coquilliers, de fragments de Bryozoaires, d'Echinodermes (Ophiures surtout), de Balanes, de Foraminifères, etc. Ces grains proviennent principalement du littoral où la faune fixée et libre est abondante, mais où les courants de marée sont forts et entraînent les animaux des qu'ils sont morts. Il se produit ensuite un tri. L'accumulation principale se fait dans des dunes hydrauliques, localisées aux abords des côtes.

ZONE IV (apports littoraux ou coralligènes)

Cette zone est située à proximité immédiate du littoral et se trouve rarement représentée sur cette carte. Elle est composée de sables quartzeux et de fragments rocheux, ou encore d'Algues calcaires (Lithothamnium en particulier).

ZONES ROCHEUSES

La substratum rocheux affleure souvent dans les régions peu éloignées du littoral. Dans ce cas, il a été cartographié avec un figuré spécial (barres verticales) qui se surimpose aux précédents. Hors de ces zones, les pointements rocheux isolés sont signalés par la lettre R.

- b plus de 10 % de plaques de Balanes

c présence de cailloux

cc plus de 25 % de cailloux

g gravier plus abondant que le sable (zone Ib)

k présence de cailloux calcaires

kk cailloux calcaires abondants

l entre 10 et 20 % de débris coquilliers supérieurs à 0,5 cm ou de coquilles

ll plus de 20 % de débris coquilliers supérieurs à 0,5 cm ou de coquilles

L matériel
- m moules brisées

r roche

s caillou ou graviers sous forme d'éclats non éroués (écails de schiste en particulier)

s moins de gravier que deux fois la quantité de sable

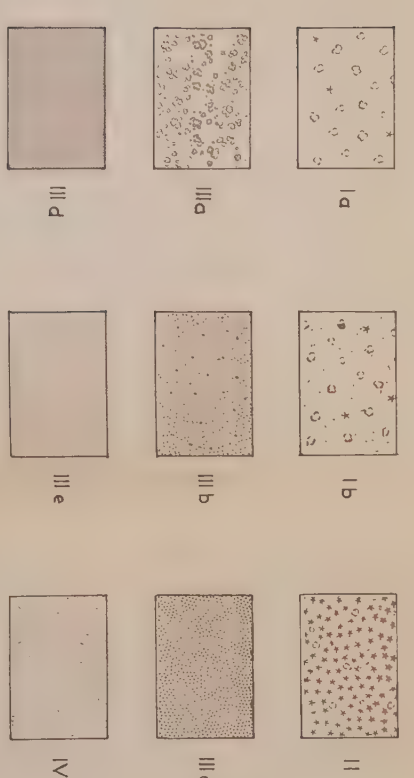
s sable plus abondant que le gravier (zone Ib)

t plus de 20 % de sable quartzeux

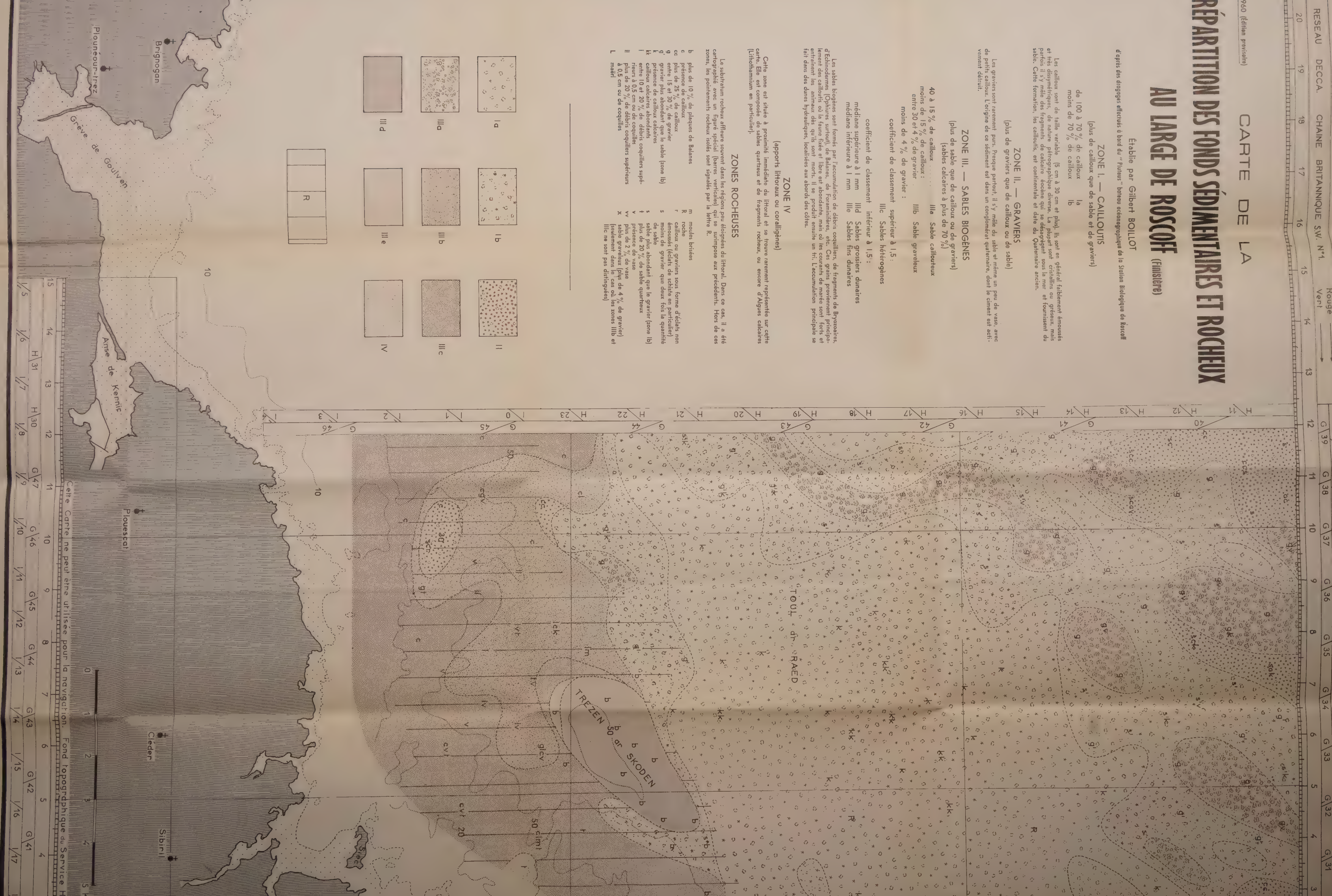
v présence de vase

vv plus de 2 % de vase

x sable graveleux (plus de 4 % de gravier) (seulement dans le cas où les zones Illb et Illc ne sont pas distinguées)



R





- GUILLAUME, L., 1936. — Observations sur les dépôts quaternaires de Saint-Côme-de-Fresné et Asnelle-Belle-Plage (Calvados).
Bull. Soc. Nor., 8^e s., VIII, pp. 63-70.
- GUILCHER, A., 1958. — Les accumulations sous-marines du plateau de Molène et de la chaussée de Sein (Finistère).
Coll. Intern. C.N.R.S., LXXXIII : « La topographie et la géologie des profondeurs océaniques. »
- HOLME, N.A., 1953. — The biomass of the bottom fauna in the english Channel off Plymouth.
Jour. Mar. Biol. Ass., vol. 32, pp. 1-49.
- KING, W.B., 1954. — The geological history of the english Channel.
Quart. Jour. Geol. Soc. of London, CX, pp. 77-102.
- LAFON, M., 1953. — Recherche sur les sables côtiers de la basse Normandie et sur quelques conditions de leur peuplement zoologique.
Ann. Inst. Océanogr., t. 17, fasc. 3.
- LEMOINE, P., 1912. — La géologie du fond des mers, Manche et Atlantique.
Ann. de Géographie, n° 120, XXI^e année, pp. 385-392.
- LEMOINE, P. et ABRARD, R., 1922. — Contribution à l'étude géologique du fond de la Manche, d'après les documents du D^r J.B. Charcot.
B.S.G.F., (4), t. XXII, pp. 3-10.
- PRENANT, M., 1955. — Position des maxima caractéristiques dans les graphiques granulométriques de fréquence établis pour les sables de la zone des marées sur les côtes bretonnes.
C.R.S. Ac. Sc., t. 241, pp. 162-164.
- PRENANT, M., 1958. — Ecologie des sables intercotidaux et traduction approximative des données granulométriques en nombre de grains.
C.R.S. Ac. Sc., t. 246, pp. 1582-1585.
- PRUVOT, G., 1897. — Essai sur les fonds et la faune de la Manche occidentale.
Arch. de Zool. exp. et gén., 3^e série, t. V, p. 511.
- RIVIÈRE, A., 1959. — Sur la notion de dispersion littorale.
C.R.S. Ac. Sc., t. 249, n° 19, pp. 1920-1923.
- RULLIER, F., 1959. — Etude bionomique de l'Aber de Roscoff.
Trav. Stat. Biol. Roscoff, N. série, t. X.
- SMITH, J.E., 1932. — The shell gravel deposits and the infauna of the Eddystone ground.
Jour. Mar. Biol. Ass., vol. 18, pp. 243-278.
- THOULET, J., 1922. — Carte lithologique sous-marine des côtes de France.
Paris, Chalamel éd. (feuilles 9 et 10).
- VELAIN, Ch., 1886. — Note sur l'existence d'une rangée de blocs erratiques sur la côte normande.
B.S.G.F., (3), t. 14, pp. 569-574.
- VEVERS, H.G., 1951. — Photography of the sea floor.
Jour. Mar. Biol. Assoc., vol. 30, pp. 101-111.
- WORTH, R.H., 1908. — The dredgings of the marine biological association (1895-1906) as a contribution to the knowledge of the geology of the english Channel.
Jour. Mar. Biol. Ass., N. séries, VIII, 2.

Y A-T-IL PLUS D'UN « ESPACE EXTRACELLULAIRE » CHEZ LES CRUSTACÉS DÉCAPODES ?

par

Emile Zuckerkandl

Station Biologique, Roscoff

Comme le titre l'indique, il s'agit ici d'une question posée et non d'un problème résolu. Les observations dont il sera fait état sont incomplètes. Si elles sont publiées néanmoins, c'est en raison de l'intérêt que présentent, pour la physiologie comparée de la circulation, les conceptions tirées des données disponibles. D'autres recherches, que l'auteur ne peut poursuivre lui-même, devront confirmer ou infirmer ces conceptions.

1. — Les difficultés de la mesure du volume sanguin par les méthodes de dilution

Au cours d'un travail sur l'économie d'un oligo-élément chez le crabe *Maia squinado* (Zuckerkandl, 1960), la nécessité de mesurer le volume sanguin a conduit à essayer diverses méthodes de dilution de substances injectées. Ces essais ont échoué, mais leur échec même a mis en relief certaines particularités de la circulation chez ce Crustacé Décapode.

Le bleu Evans, très employé pour les mesures de volume sanguin (Price et coll., 1942 ; King et coll., 1943 ; Gregersen et coll., 1943 ; Rawson, 1943 ; Overberg et coll., 1947 ; Miller, 1947 ; Remmer, 1950), s'est avéré très toxique pour *Maia*. Un ensemble d'essais a montré que ce colorant, à doses égales, est plus toxique injecté dans le péricarde que dans un sinus à la base d'une patte, entre basipodite et ischiopodite. Une dose de 0,25 mg par 100 g de crabe, injectée dans le sinus, permet à *Maia* de survivre, tandis que la même dose, administrée intrapéricardialement, est mortelle. Dans ce dernier cas la distribution du colorant est plus générale. A travers les membranes articulaires et les sternites thoraciques faiblement translucides, il est possible de voir qu'injecté à la base d'une patte le colorant est très

inégalement distribué. On ne peut incriminer une absorption intense du colorant par les tissus autour du site de l'injection. Un fragment de muscle de *Maia*, immergé pendant dix minutes dans de l'eau de mer contenant du bleu Evans et rincé ensuite à l'eau de mer pure, ne retient pas de couleur sur ses parties intactes.

Prenons le cas d'une *Maia* ayant reçu une injection de bleu Evans entre le basipodite et l'ischiopodite du deuxième péreopode gauche. Son tonus baisse fortement après vingt minutes, et l'animal meurt après une heure environ. On peut supposer qu'un brassage efficace du sang a eu lieu au moins pendant le premier quart d'heure. Mais 60 minutes après l'injection, seuls les péreopodes 2 et 1, ainsi que le sternite antérieur central, paraissent nettement colorés par transparence. Un prélèvement de sang entre le basipodite et l'ischiopodite du cinquième péreopode droit révèle qu'aucune trace décelable du colorant n'a encore atteint ce point. Ce résultat est d'autant plus significatif qu'après la « mort » des animaux tués par le bleu Evans le cœur continue à battre pendant un certain temps. La circulation ne doit pas être complètement abolie.

La « mort » d'une *Maia* ne peut être définie que d'une manière arbitraire. J'ai utilisé comme critère l'absence simultanée des trois réflexes suivants ; battement des antennes ; réflexe du pédoncule oculaire au toucher ; réflexe de défense lorsqu'on décolle l'abdomen du bouclier thoracique. En l'absence de ces réflexes, fréquemment, le cœur bat encore. Le fait que l'action toxique du bleu Evans ne s'exerce pas sur le cœur est en accord avec l'observation de Prosser et Weinstein (1950) sur l'écrevisse *Cambarus*.

Prosser et Weinstein (1950) ont injecté dans le cœur de *Cambarus virilis* des doses de bleu Evans variant entre 0,2 et 1,0 mg/100 g et rapportent que les animaux ont survécu au moins 24 à 48 heures. *Maia*, plus sensible à ce toxique, survit à une injection intrapéricardiale de 0,1 mg de colorant par 100 g. Cette quantité donne une concentration trop faible pour permettre un bon dosage, même en exploitant la bande d'absorption dans l'ultra-violet à 321 m μ . Mentionnons que chez les Vertébrés le seuil de la toxicité du bleu Evans est beaucoup plus élevé. Ainsi, à raison de 2 mg/100 g il n'exerce aucun effet toxique sur les rats (Reeve, 1948).

J'ai répété avec le bleu Geigy 536 med., également employé chez les Vertébrés pour la mesure du volume sanguin (Somogyi et coll., 1938 ; Somogyi, 1941), les observations faites avec le bleu Evans. Ce colorant ne diffère du bleu Evans que par l'absence de deux groupements méthyle. Comme le bleu Evans, le bleu Geigy est mortel aux doses mesurables lorsqu'on l'injecte dans le péricarde. Après injection dans un sinus, on peut constater visuellement, par translucidité, sa distribution inégale. Ici encore l'action toxique ne s'exerce pas sur le cœur. Cette action semble d'ailleurs très variable selon les espèces : une injection de 1 ml contenant 1 mg de bleu Geigy dans un sinus à la base d'une patte d'un *Carninus moenas* pesant 56 g a été parfaitement tolérée.

Le bleu trypan, qui ne diffère du bleu Evans que par la position de deux groupements sulfone, est un peu mieux supporté par *Maia* que

le bleu Evans. Mais les doses non toxiques sont encore trop faibles pour les besoins de l'analyse.

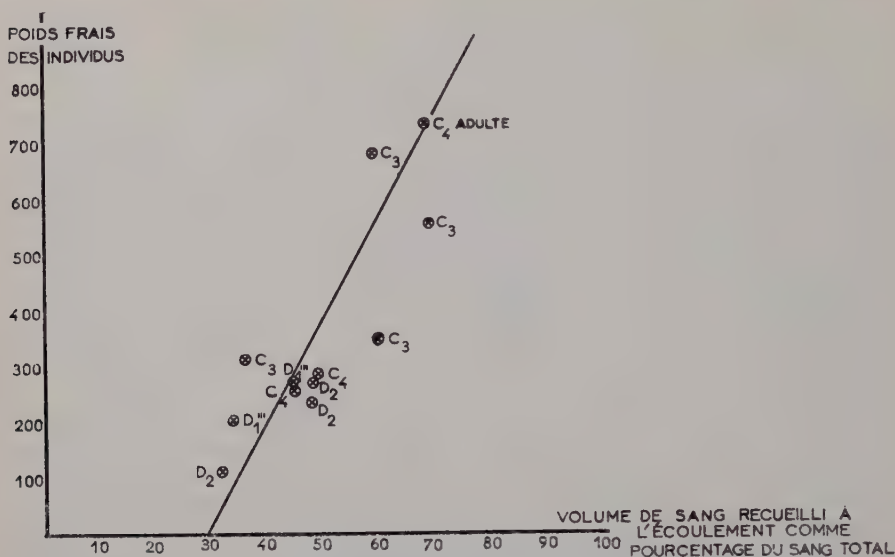
Etant donné la proximité, sur les noyaux latéraux de la molécule de bleu Evans, de bleu Geigy et de bleu trypan, d'un groupement aminé et d'un groupement hydroxyle, on pouvait songer à expliquer la toxicité de ces colorants pour *Maia* par la chélation d'un métal. Effectivement l'addition de sulfate de cuivre au bleu Evans produit un virage au violet (cependant que l'on n'observe pas, visuellement, de virage à l'addition de chlorure ferrique). Resterait à expliquer la faible toxicité du bleu Evans pour les Vertébrés et, surtout, le fait que *Maia* tolère, par ailleurs, sans aucun signe d'intoxication, l'injection de diéthylthiocarbamate (20 mg injectés à une *Maia* d'environ 300 g). Il était intéressant d'essayer le rouge Congo, qui appartient également au groupe des colorants azoïques, mais ne possède pas d'hydroxyle face à la fonction amine. A moins d'un enroulement total de la molécule sur elle-même, la chélation d'un métal n'est ici pas possible. Une *Maia* de 1 kg a reçu une injection intrapéricardiale de 10 mg de rouge Congo. L'action est puissamment toxique, mais, vu la dose administrée, nettement moins que celle du bleu Evans. Après 80 minutes il subsiste de faibles réflexes. Dans la mesure où un certain mode d'enroulement de la molécule de colorant pourra être écarté, cette expérience démontrera que l'action toxique des colorants de ce groupe n'est pas due principalement à la chélation d'un métal.

Après plusieurs autres essais, dont certains avec des substances qui paraissaient satisfaisantes et par leur faible toxicité et par la lenteur de leur élimination (polyvinylpyrrolidone), la mesure du volume sanguin par une méthode de dilution fut abandonnée. Non seulement la distribution des substances était dans tous les cas inégale et capricieuse, même après injection intrapéricardiale, mais en un même endroit du système des sinus le taux variait dans le temps et pouvait augmenter à nouveau après avoir décréu. Il était donc impossible d'extrapoler correctement les courbes obtenues vers le temps zéro. Sans doute l'évaluation d'un ordre de grandeur pouvait-elle être faite, et une moyenne représentative de l'espèce obtenue à partir d'un nombre de mesures suffisamment élevé. C'est ce que réalisèrent Prosser et Weinstein (1950).

2. — Le rapport entre le volume de sang recueilli par écoulement total et le volume corrigé à l'aide d'une méthode comportant le rinçage des tissus

Même après une dissection du crabe, une partie seulement du sang peut être recueillie par écoulement. Le reste est retenu dans les tissus par capillarité. En vue d'évaluer le volume de cette fraction résiduelle, un certain nombre d'animaux ont été privés de leur bouclier thoracique, et les membranes conjonctives largement enlevées, sans blesser les organes. Les tissus ont alors été rincés énergiquement à l'eau de mer. Des témoins ont montré que ce procédé n'extrait pas de protéines tissulaires. Le volume des eaux de rinçage a été mesuré, ainsi que leur teneur en protéines et celle du sang non dilué. En appliquant le facteur de correction tiré de ces données, on trouve que le volume sanguin « total » varie, chez une *Maia* pesant 100 g au début de son cycle, entre 70 ml après la mue et 17 ml avant la mue suivante. Les chiffres correspondant obtenus par écoulement sans rinçage des tissus sont de 30 et 8 ml respectivement. On ne recueille par écoulement, en moyenne, que 50 % du volume sanguin corrigé. Les données sont trop peu nombreuses pour l'étude de la variation de

ce pourcentage en fonction du cycle d'intermue, mais elles montrent qu'il s'accroît avec le poids des individus (graphique). Le volume



Le pourcentage du sang de *Maia* recueilli par écoulement, en fonction du poids des individus.

La meilleure droite a été tracée à l'aide de la méthode des moindres carrés.

corrigé s'avère supérieur au volume mesuré par Drach (1939) à l'aide de la méthode combinée de l'écoulement et du passage des tissus à la presse. Ce dernier procédé a pu extraire une partie du liquide intracellulaire et devrait en principe conduire à une erreur par excès. Dans ces conditions on peut se demander si la méthode du rinçage des tissus ne conduit pas à des valeurs surcorrigées du volume, du fait que le liquide interstitiel serait plus riche en protéines que le sang circulant.

Quoi qu'il en soit, ces données établissent l'importance des espaces pouvant retenir le sang par capillarité. La circulation pourra y être réduite ou nulle, dans la mesure où n'y débouchent pas des artérioles créant un courant.

3. — Le rapport entre l'accroissement à la mue de la masse de liquide extracellulaire et la dilution du sang circulant

A la mue, l'hémolymph subit une très forte dilution (Drach, 1939). Mais, à en juger d'après le taux des protéines sériques, et en particulier de l'hémocyanine, cette dilution représente tout au plus la moitié de celle que l'on observerait si tout le liquide extracellulaire nouvellement incorporé s'était mélangé avec le sang circulant (Zucker-kandl, 1960). Au cours d'une intermue, le volume sanguin est réduit à un quart de sa valeur initiale. Ce facteur est très voisin du facteur

de dilution apparente subie lors de la mue par les corps qui y sont en solution (protéines sériques) ou en suspension (leucocytes, Drach, 1939). Au stade A d'une intermue nouvelle, le volume, apprécié en se référant à la dilution de l'hémocyanine, est du même ordre que le volume enregistré par écoulement du sang en A de l'intermue précédente. Le taux d'incorporation d'eau de mer à la mue et le taux de dilution de l'hémocyanine sont donc deux événements dans une certaine mesure distincts.

Plusieurs hypothèses explicatives peuvent être avancées. Mais il semble assez peu probable qu'elles puissent rendre compte de l'ampleur de l'écart observé entre le taux d'accroissement du liquide extracellulaire et le taux de dilution du sang circulant, si l'on ne fait appel également à l'hypothèse suivante : une part du liquide extracellulaire incorporé lors de la mue stagnerait longtemps dans des secteurs relativement isolés du circuit circulatoire et ne se mélangerait que très progressivement avec le sang circulant. Au moment de l'absorption d'eau de mer à la mue, il semble que seule soit incorporée au sang circulant une quantité d'eau qui lui confère un volume total voisin du volume liquide extracellulaire total — circulant et non circulant — du stade A précédent. Une partie de l'eau de mer absorbée par le crabe ne se comporterait donc pas autrement qu'une solution de colorant injectée dans un sinus à l'écart de la circulation active.

4. — L'existence d'une réserve de protéines au sein du système circulatoire

Maia est capable de subir de très fortes saignées, suivies d'injections d'eau de mer, sans que sa protéinémie tombe radicalement (Zuckermandl, 1960). En pratiquant à la seringue, sur un même individu, dans les sinus à la base des pattes marcheuses, des prises de sang apparemment exhaustives, à raison d'une par jour, et en injectant de l'eau de mer à la place du sang prélevé, on observe, à en juger d'après des données réfractométriques, que le taux de protéines, même après la cinquième opération, ne descend en apparence pas au-dessous de 50 % de sa valeur initiale. Si ce chiffre demeure sujet à caution (Zuckermandl, 1960), le phénomène est qualitativement établi. Cette observation confirme l'importance de la proportion d'hémolymphes retenue dans les tissus par capillarité. Elle établit d'autre part l'existence d'une sorte de réserve de protéines au sein du système circulatoire. Même saigné à blanc, le crabe conserve une quantité considérable de sang, sinon une quantité relativement supérieure encore de protéines sériques ; si bien que la saignée en soi ne met pas sa vie en danger, à condition que le liquide perdu soit rapidement remplacé par de l'eau de mer. En injectant de l'eau de mer à des *Maia* saignées à blanc à la seringue, j'ai obtenu une forte proportion de survies indéfinies. Il se peut que, dans la nature, une absorption d'eau de mer suive toute hémorragie importante, ainsi que le suggèrent les observations de Damboviceanu (1932) sur la chute, consécutive à une hémorragie, du taux des protéines sériques chez *Astacus*.

La proportion de sang retenue par les tissus chez divers Crustacés

lors d'une saignée apparemment exhaustive a été établie par Morrison et Morrison (1952).

En saignant à blanc des *Cambarus virilis*, par égouttement à travers les blessures résultant de l'amputation de pattes, ces auteurs obtiennent en moyenne un volume de 8,6 ml/100 g. La fin du saignement est relativement abrupte, et semble correspondre à une quantité de sang définie. Or, utilisant une méthode de dilution à base d'injections de bleu Evans et de sulfocyanure, Prosser et Weinstein (1950) mesurent, chez la même espèce, un volume de 25 ml/100 g, soit trois fois plus. L'observation que j'ai faite sur *Maia* n'est donc pas un cas particulier. Dans le cas rapporté par Morrison et coll., on ne peut incriminer un arrêt du cœur pour expliquer l'arrêt prématuré de l'écoulement sanguin. Tant que ses attaches ligamentaires sont respectées, le cœur continue en effet à battre assez longtemps après l'arrêt de toute circulation. Une fois les grands sinus vidés, le sang restant — apparemment les deux tiers chez *Cambarus* — ne se rassemble donc pas de manière à réamorcer la circulation. Une partie du sang retenu par capillarité entre les organes après une saignée par écoulement est sans aucun doute du sang normalement circulant, puisque la méthode par dilution de substances injectées permet précisément de mettre en évidence, au bout de quinze minutes suivant l'injection, un volume sanguin plus considérable que la méthode par saignée.

5. — La pression sanguine chez *Maia squinado* et *Libinia emarginata*

Il est d'autant plus aisé de concevoir que le brassage du sang puisse être localement très faible ou nul que la pression hydrostatique est plus basse et que les différences de pression au sein du système sont plus réduites.

A ce propos il n'est pas inutile de rapporter quelques mesures de pression sanguine, obtenues avec des tubes capillaires selon un procédé décrit ailleurs (Zuckerlandl, 1948) (1). Chez l'araignée de mer de la côte Est des Etats-Unis, *Libinia emarginata*, — il s'agit d'individus éloignés de leur mue précédente — la pression sanguine est variable mais, hors de l'eau, en général voisine de 2 cm d'eau dans le péricarde, de 6 cm dans le cœur et de 3 cm dans les pattes locomotrices. Sous l'eau la pression est augmentée. Chez des *Maia squinado* dures, maintenues hors de l'eau, la pression varie avec les individus, leur activité et le lieu anatomique de la mesure, entre — 2 et + 20 cm d'eau. Les pressions négatives parfois enregistrées étaient sans doute dues à l'absence de la pression qu'exerce normalement l'eau ambiante sur les parties molles de l'animal. A l'air, les membranes souples des jointures, etc., pouvaient délimiter des espaces désormais supérieurs au volume sanguin qu'ils contenaient. Ainsi, chez une *Maia* dont la pression péricardiale fluctuait, hors de l'eau, autour de 0 cm, elle montait à 4 cm quand le crabe était à peine immergé, l'eau ne recou-

(1) Des données sur la pression sanguine chez divers Crustacés Décapodes ont d'autre part été obtenues par v. Brücke, 1912 ; Dubuisson, 1928 ; Picken, 1936 ; Drach, 1939 ; Inada, 1947.

vrant pas complètement le bouclier dorsal, et, progressivement, à 15 cm lorsque le bouclier dorsal se trouvait immergé sous 10 cm d'eau. Il est possible que la mécanique circulatoire soit influencée par la profondeur à laquelle les animaux se trouvent. Comme les animaux, dont on trouve des exemplaires adultes jusqu'à 70 mètres au moins, montent jusqu'au niveau des plus basses mers pour muer, ce facteur aurait une importance physiologique.

Par contre, je n'ai jamais observé des différences importantes de pressions internes mesurées simultanément à plusieurs endroits du corps. A chaque battement de cœur de *Maia* — dont on enregistrerait par exemple 25 par minute — la pression péricardiale variait, selon les individus, de 0,5 à 2 mm d'eau. En valeur absolue, elle était de 1 à plusieurs cm plus élevée que la pression mesurée simultanément dans le sinus entre le premier et le second péreiopode. L'influence sur la pression sanguine du mouvement des pattes locomotrices, déjà constatée par Inada (1947) chez l'écrevisse, a été confirmée. Ainsi, chez *Libinia*, l'effet du mouvement de certaines pattes a pu être mesuré dans une autre, maintenue immobile. J'ai constaté aussi que, par le jeu des muscles, le sang pouvait être bloqué dans un segment de patte et la pression dans ce segment être indépendante de celle du reste du corps. Chez *Maia*, j'ai observé que les mouvements de flexion et d'extension des pattes locomotrices affectent la pression non seulement à l'intérieur de celle-ci, mais aussi dans le sinus ventral. J'ai enregistré par exemple, dans ce sinus, entre le premier et le second péreiopode, une variation reproductible de + 3 cm d'eau à la flexion, de — 3 cm à l'extension du coxopodite du premier péreiopode. Simultanément, la pression dans le péricarde était affectée dans le même sens. Le niveau absolu de pression atteint est une fonction de l'état de flexion et demeure constant tant que celui-ci est maintenu. L'augmentation de pression enregistrée à la flexion est donc probablement de même origine que celle qui est produite par l'immersion dans l'eau : dans les deux cas elle résulterait de la diminution de l'espace lacunaire, pour une masse sanguine constante. Mentionnons, en accord avec cette interprétation, que l'effet de la flexion n'est pas égal pour tous les péreiopodes, mais dépend de leur taille. L'effet le plus intense est obtenu avec la première paire, et la seconde et la troisième sont plus efficaces que les deux dernières. Lors de la marche naturelle les effets de la flexion et de l'extension simultanées peuvent se compenser largement du point de vue de la pression, mais produisent certainement des déplacements particuliers de la masse sanguine.

En conclusion, si le niveau absolu de la pression varie avec les circonstances (avec le rapport entre le volume sanguin présent et les espaces lacunaires disponibles), il semble bien que les différences de pression à l'intérieur du système soient toujours faibles, de l'ordre de quelques centimètres d'eau.

Discussion

On sait que chez les Vertébrés l'espace extracellulaire est compartimenté en plusieurs espaces distincts physiologiquement et anatomiquement, tels que l'espace vasculaire sanguin, l'espace lymphatique,

tique, l'espace subarachnoïdien. L'anatomie du système circulatoire des Crustacés Décapodes semble d'autre part offrir des interconnexions suffisantes entre tous les espaces extracellulaires pour qu'on ait pu s'attendre à ce qu'ils forment une seule unité du point de vue physiologique, l'espace sanguin se confondant avec l'espace extracellulaire total. Prosser et Weinstein (1950) ont trouvé la confirmation, du moins apparente, de ce point de vue en injectant à l'écrevisse deux substances dont l'une permet de mesurer le volume sanguin, l'autre l'espace extracellulaire total chez les Vertébrés. Les moyennes obtenues avec l'une et l'autre méthodes se sont en effet avérées identiques (25 à 26 % du poids des animaux). On peut toutefois se demander si cet accord ne pourrait être fortuit. Les valeurs des 11 analyses relatives à l'espace au Bleu Evans variaient en effet dans un rapport de 1 à 4, celles des 11 analyses au sulfocyanure dans un rapport de 1 à 3. (Ces écarts pouvaient être dûs à l'absence de définition des stades d'intermue, au mélange défectueux des substances injectées avec la masse sanguine et à la variabilité individuelle). Quatre fois seulement les deux méthodes ont été appliquées aux mêmes individus. Dans ces cas, l'espace déterminé à l'aide de sulfocyanure était plus grand que l'espace déterminé à l'aide du bleu Evans, respectivement de 11, 48, 23 et 68 %. (Seule subsistait alors comme cause d'erreur majeure, pour la comparaison des résultats, celle due au mélange défectueux des substances injectées). Les résultats des auteurs montrent, il est vrai, que la différence entre l'espace au bleu Evans et l'espace au sulfocyanure, si elle existe, est beaucoup plus réduite chez l'écrevisse que chez les Vertébrés. Et, bien entendu, une telle différence ne serait pas interprétable en termes d'espace vasculaire et extravasculaire. Il est néanmoins possible que le sulfocyanure diffuse plus rapidement vers les régions situées à l'écart de la circulation active que le bleu Evans lié aux protéines circulantes.

L'ensemble des observations rapportées suggèrent en effet qu'il y a plus d'un « espace » à prendre en considération. Deux distinctions importantes pourraient être faites dans le volume extracellulaire des Crustacés Décapodes, et peut-être plus généralement des animaux à système circulatoire « ouvert » : d'une part une distinction entre le volume de circulation constante et le volume de circulation intermittente ; d'autre part une distinction entre le volume de sang circulant, comprenant la somme des deux premières catégories, et le volume total de liquide extracellulaire. Ce dernier inclurait, par surcroît, une portion de liquide restant d'une manière plus permanente à l'écart de la circulation. La séparation non pas anatomique, mais fonctionnelle, entre cette portion et le reste pourrait être grandement favorisée par les pressions sanguines souvent très faibles, et singulièrement par les faibles différences de pression entre différentes régions du crabe. Cet état de choses paraît compatible avec une quasi-immobilité du liquide extracellulaire dans beaucoup d'espaces capillaires où ne débouche pas une artériole.

En faveur de l'existence d'une proportion de liquide extracellulaire demeurant en temps normal à l'écart de la circulation il n'existe encore que des présomptions, telle que le fait que la dilution du sang circulant lors de la mue ne correspond pas à la masse du liquide extracellulaire incorporé. Notons que A. Mayrat (communication per-

sonnelle), ayant trouvé chez les Mysidacés une paroi limitante conjonctive enveloppant complètement les espaces lacunaires, postule l'existence, aussi chez les Crustacés Décapodes, d'un liquide interstitiel distinct de l'hémolympe et anatomiquement séparé d'elle.

L'autre distinction, celle entre un volume de sang effectivement circulant et un volume de sang potentiellement circulant, se fonde sur l'opposition entre la régularité relative du débit cardiaque et l'irrégularité de la circulation dans les sinus. La distribution des substances injectées dans *Maia* est non seulement lente, mais leur taux, mesuré par prélèvements successifs en un même endroit, est sujet à des oscillations. Il faut croire que le retour au péricarde intéresse alternativement différentes fractions de la masse sanguine potentiellement circulante, tandis que d'autres fractions restent provisoirement à l'écart de ce mouvement. On expliquerait ainsi qu'en un point donné des courants d'hémolympe contenant une concentration de colorant encore notable puissent succéder à des courants où cette concentration est déjà moindre. D'ailleurs, dans les pattes marcheuses, nous l'avons vu, le jeu des muscles peut enfermer complètement certains espaces sanguins. D'une manière générale, le caractère capricieux de la circulation dans les sinus est indubitablement en rapport avec l'activité musculaire. Une quantité approximativement constante d'hémolympe doit arriver, par unité de temps, dans le péricarde, en raison de la régularité relative du rythme cardiaque dans les limites d'un certain degré d'activité de l'animal. L'idée s'impose que cette hémolympe ne provient pas régulièrement des divers espaces veineux impliqués, mais, à tour de rôle, préférentiellement de tels ou tels d'entre eux. L'activité du crabe, en vertu de la pression exercée sur les sinus par le jeu musculaire, doit déterminer à chaque instant les courants de sang refluant vers le cœur qui l'emportent sur les autres. Bien que des portions différentes du système de sinus puissent prendre part tour à tour à la circulation active, la masse totale de sang effectivement circulant serait ainsi dans un rapport plus ou moins constant avec la masse totale de sang potentiellement circulant. Celle-ci, répétons-le, serait elle-même distincte d'une part de liquide extracellulaire qui stagne probablement au niveau de certaines lacunes de taille réduite, et dont la composition moyenne pourrait différer plus ou moins de celle du sang potentiellement circulant.

L'une des conséquences de cet état de choses serait la suivante. Seule une fraction du pigment respiratoire présent dans le liquide extracellulaire total prendrait une part effective à la respiration, à savoir celle qui est contenue dans la masse de sang à circulation constante, limitée par le débit du cœur. A chaque instant une fraction des protéines contenues dans la masse totale de sang circulant demeurerait ainsi non fonctionnelle. Une dernière part de pigment respiratoire resterait d'une manière plus permanente à l'écart de la circulation. Elle constituerait une réserve à laquelle il serait fait appel dans des conditions particulières (mue, hémorragie).

Un plus grand nombre de branchies semble être disponible pour la circulation que ne l'exigerait le volume d'hémolympe arrivant dans le péricarde par unité de temps si la circulation veineuse était régulière. En raison des effets de surpression locale dûs à la contrac-

tion musculaire, le sang ne traverse pas toutes les branchies à la même vitesse. Il peut sans doute faire des séjours relativement prolongés dans telle ou telle branchie. Par la suite il est expédié dans le péricarde sous l'effet d'une flexion de la patte marcheuse correspondant à la branchie où il stagnait. Or, chez les *Maia* « dures », la pression de l'oxygène artérielle reste très au-dessous de celle de l'eau de mer ambiante (Redmond 1955, Zuckerkandl 1957, 1960). Par conséquent, en stagnant dans certaines branchies à tour de rôle, le sang doit s'oxygéner davantage que s'il traversait continûment un nombre plus réduit de branchies. Du point de vue de la physiologie respiratoire, l'existence, d'une part, d'un volume total de sang circulant supérieur au volume à circulation constante et, d'autre part d'une influence de la contraction musculaire sur la circulation, paraît fournir un mécanisme secondant l'oxygénation des tissus lorsque l'animal est actif.

Pour évaluer l'importance du sang des Crustacés Décapodes comme agent des échanges gazeux et autres, la mesure du volume de circulation constante importerait au premier chef. Mais elle pose un problème technique ardu. Ce volume doit d'ailleurs varier avec l'activité de l'animal. Il est probablement nettement inférieur au volume de sang circulant, sans parler du volume total de liquide extracellulaire. Ainsi l'une des différences fondamentales entre systèmes circulatoires « ouverts » et « fermés » — le volume sanguin très supérieur dans les premiers par rapport au volume des individus — tendrait à s'effacer sur le plan fonctionnel.

RÉSUMÉ

En partant de plusieurs ordres d'observations, on conclut que l'unité anatomique de l'espace extracellulaire des Crustacés Décapodes, qu'elle soit ou non totale, masque en tout cas une complexité fonctionnelle de cet espace. D'un point de vue fonctionnel, l'espace extracellulaire se diviserait en trois compartiments distincts. L'existence d'un mécanisme favorisant l'oxygénation des tissus chez les animaux en activité semble pouvoir être postulé.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BRÜCKE, E.T.v., 1912. — Die Bewegung der Körpersäfte, in : H. Winterstein, *Handbuch der vergleichenden Physiologie*, I, 827-1110, G. Fischer, Iena.
- DAMBOVICEANU, A., 1932. — Composition chimique et physicochimique du liquide cavitaire chez les Crustacés Décapodes. *Arch. Roum. Path. Exp. Microbiol.* 5, 239-309.
- DRACH, P., 1939. — Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés Décapodes. *Ann. Inst. Océanograph.*, 19, 103-391.
- DUBUISSON, M., 1920. — Recherche sur la circulation du sang chez les crustacés. 2^e note : pressions sanguines chez les Décapodes Brachyours. *Arch. Biol.* 38, 9-21.

- GREGERSEN, M.I. et RAWSON, R.A., 1943. — The disappearance of T 1824 and structurally related dyes from the blood stream. *Amer. J. Physiol.* 138, 698-707.
- INADA, C., 1947. — Blood pressure in closed and open circulatory systems. *Master's Thesis, University of Illinois*.
- KING, B.G., COLE, K.S. et OPPENHEIMER, E.T., 1945. — Disappearance curves of the dye T 1824 after its injection into the blood stream. *Amer. J. Physiol.* 138, 636-643.
- MILLER, A.T., 1947. — A re-evaluation of the T 1824 mixing curve. *Amer. J. Physiol.* 151, 234-238.
- MORRISON, P.R. et MORISSON, K.C. 1952. — Bleeding and coagulation in some Bermudan Crustacea. *Biol. Bull.* 103, 395-406.
- OVERBERG, D.T., MORRE, J.C., SHADDLE, O.W. et LAWSON, H.C., 1947. — Rate of disappearance of the dye T 1824 from arterial blood. *Amer. J. Physiol.* 151, 290-296.
- PICKEN, L.E.R., 1936. — The mechanism of urine formation in Invertebrates. I. The excretion mechanism in certain Arthropods. *J. Exper. Biol.* 13, 309-328.
- PRICE, P.B. et LONGMIRE, W.P., 1942. — The use of T 1824 in plasma volume determinations. *Bull. Johns Hopkins Hosp.* 71, 51-83.
- PROSSER, C. Ladd et WEINSTEIN, S.J.F., 1950. — Comparison of blood volume in animals with open and closed circulatory systems. *Physiol. Zool.* 23, 113-124.
- RAWSON, R.A., 1943. — The binding of T 1824 and structurally related diazo dyes by the plasma proteins. *Amer. J. Physiol.* 138, 708-717.
- REDMOND, J.R., 1955. — The respiratory function of hemocyanin in Crustacea. *J. cell. comp. Physiol.* 46, 209-247.
- REEVE, E.B., 1948. — Methods of estimating plasma and total red cell volume. *Nutrition Abstr. Rev.* 17, 811-834.
- REMMER, H., 1950. — Methode der Plasmavolumenbestimmung. Der Farbstoffschwund nach Injektion von Evans Blau (T 1824) beim Menschen. *Arch. Exper. Path. Pharmacol.* 209, 421-442.
- SOMOGYI, J.C., WIRZ, H. et VERZAR, F., 1938. — Veränderung von Gesamtblut und Plasmamenge im Hochgebirge. *Helv. Chim. Act.* 5, Suppl. III, 44-50.
- SOMOGYI, J.C., 1941. — Blutmengenbestimmungen am Menschen mit dem Farbstoff Geigy-Blau 1956. *Schweizer Med. Wochenschr.* 71, 225-228.
- ZUCKERKANDL, E., 1948. — Blood pressure in some marine animals. *Master's Thesis, 74 pp., University of Illinois*.
- ZUCKERKANDL, E., 1957. — La teneur en oxygène de l'hémolymph artérielle de *Maia squinado* aux divers stades d'intermue. *Compt. Rend. Soc. Biol.* 151, 524-528.
- ZUCKERKANDL, E., 1960. — Hémocyanine et cuivre chez un Crustacé Décapode dans leurs rapports avec le cycle d'intermue. *Thèse de Doctorat, Paris, à paraître dans les Ann. de l'Inst. Océanograph.*

DÉVELOPPEMENT DE *SALMACINA DYSTERI* (HUXLEY)

par

François Rullier

Faculté Libre des Sciences d'Angers

Dès 1894, de Saint-Joseph (p. 343), notait que *Salmacina dysteri* pouvait se rencontrer sous deux formes principales : la forme sexuée hermaphrodite et la forme asexuée scissipare.

Dans les deux cas, la partie thoracique de l'animal est constituée par 6 à 9 sétigères ; elle se continue par une région non segmentée, achète ou très peu riche en soies et représentant la valeur d'une dizaine de segments, ensuite vient l'abdomen. Dans la forme sexuée, celui-ci comprend une cinquantaine de sétigères, dans la forme asexuée, il peut être réduit à une dizaine seulement.

Tous les exemplaires de *Salmacina dysteri* que j'ai examinés appartenaient à la forme sexuée hermaphrodite et présentaient, comme l'indique de Saint-Joseph (1894, p. 342), du sperme dans les trois à cinq premiers segments abdominaux, des œufs dans les sept à huit segments suivants.

Le sperme blanc et épais distend et ballonne la paroi des quelques segments où il se trouve ; il leur donne une coloration blanche. Les œufs qui remplissent les segments suivants sont de couleur orangée ; ils sont gros et chaque segment n'en contient habituellement qu'un petit nombre : de 4 à 8. Les deux régions porteuses de gamètes tranchent ainsi vivement l'une sur l'autre par leurs couleurs. Elles tranchent aussi sur le reste de l'animal ; d'abord par la couleur : celui-ci étant d'un blanc légèrement teinté de vert, ensuite par leur taille beaucoup plus grande, car toute la partie postérieure est grêle, presque filiforme et les segments y sont très tassés.

De Saint-Joseph avait constaté qu'en comprimant le corps de *Salmacina* mûres on en faisait sortir des œufs auxquels étaient mêlés des embryons ciliés. Il en concluait que la fécondation était interne, comme cela se produit chez *Nereis diversicolor* et *Pomatoceros triquetter* (1894, pp. 342-343). De fait, j'ai rencontré un individu de *Salmacina dysteri* contenant des spermatozoïdes au contact des ovocytes. Les deux premiers segments abdominaux étaient exclusivement bourrés de spermatozoïdes, puis les 7 à 8 suivants contenaient en même temps des ovocytes et des spermatozoïdes enrobant complètement les premiers. Dans tous les autres, spermatozoïdes et ovocytes étaient séparés. La communication n'existant pas habituellement entre les deux sortes

de gamètes, l'autofécondation doit être très rare dans cette espèce, si toutefois elle existe. La fécondation a lieu le plus souvent dans le tube et non dans le corps de l'animal. Les ovules sont pondus par déchirement de la paroi ; les spermatozoïdes expulsés également par un orifice latéral qui se produit au moment même de l'éjaculation, ne peuvent en général atteindre les ovules pondus en arrière, car ils sont saisis aussitôt par le mouvement des cils de la gouttière ventrale et entraînés vers l'avant ; ils sont projetés en nuages par le panache branchial. Etant donné le rapprochement de multiples tubes de *Salmacina* dans une colonie, les spermatozoïdes peuvent ensuite pénétrer dans les tubes par la partie postérieure ouverte et féconder les ovules ; la fécondation doit y être croisée dans la grande majorité des cas. Il reste cependant que le mélange des gamètes mâles et femelles dans certains individus aboutit à des autofécondations.

Que la fécondation ait lieu dans le corps même de l'animal ou dans son tube, la larve se développe sur place, jusqu'à un stade avancé et ne s'en échappe guère que sous la forme de métatrochophore. Dans le premier cas, il y a viviparité vraie, dans le second il y a seulement incubation dans le tube. Quoiqu'il en soit, les métatrochophores libérées se mettent à nager à toute allure ; elles sont accompagnées d'embryons diversement développés ; si bien qu'un seul animal peut présenter à la fois, tous les stades de développement. C'est ce que j'ai pu constater, dans les premiers jours d'août 1953, sur des spécimens provenant du chenal de l'Île Verte, face à la Station Biologique de Roscoff.

Pour étudier de manière plus précise le développement de cette espèce, il m'a suffi d'opérer quelques fécondations artificielles qui m'ont fourni les stades que je rencontrais chez les adultes récoltés et m'ont apporté en même temps la chronologie qui me manquait.

Giard a décrit dans son ensemble le développement de *Salmacina dysteri* en deux Notes à l'Académie (1876, pp. 233-236 et pp. 285-289) et Malaquin est revenu en 6 Notes à l'Académie sur la reproduction de cette espèce : je me contenterai de préciser ces données et d'y ajouter la chronologie et les figures que ces auteurs n'ont pu fournir.

Spermatozoïdes et Ovocytes

Les gamètes mâles élaborés dans les premiers segments abdominaux se présentent sous la forme habituelle : une tête allongée, suivie d'un long flagelle : l'ensemble faisant 80μ de longueur (fig. 1). En même temps que des spermatozoïdes complètement développés, on y trouve des spermatogonies et des spermatocytes, ces derniers en amas morulaires de 80μ de diamètre et contenus dans une membrane commune (fig. 2). Ponctionnés dans le corps de l'animal, les spermatozoïdes sont peu actifs et mettent pour la plupart une grande heure à le devenir.

Les ovocytes au repos dans le corps de l'animal sont d'un orangé vif, avec un noyau plus clair, visible sur le vivant sans aucune coloration artificielle (fig. 3). — Comprimés les uns contre les autres, ils prennent des formes plus ou moins aplaties. Sur les exemplaires de

Roscoff, chaque *Salmacina* contenait au milieu d'août, une cinquantaine d'ovocytes mûrs de $120\ \mu$ de diamètre, accompagnés d'un grand nombre d'autres moins avancés, atteignant environ $40\ \mu$ et totalement incolores.

Formes larvaires

La fécondation artificielle obtenue après ponction des spermatozoïdes dans la partie mâle d'un individu mûr, se fait attendre plusieurs heures, en raison du peu d'activité des spermatozoïdes. Je l'ai observée deux heures et demie après la mise en présence des produits génitaux mâles et femelles. A ce moment, le noyau de l'ovocyte n'est plus visible. La membrane vitelline légèrement décollée garde sa turgescence (fig. 4).

La première mitose met de 4 à 6 heures à s'accomplir ; elle aboutit à la formation de 2 blastomères de tailles un peu différentes (fig. 5).

La seconde mitose demande également 6 heures pour se produire et aboutit à la formation de 4 blastomères dont l'un est beaucoup plus gros. Giard les décrit (1876, p. 234), comme étant égaux entre eux.

La troisième mitose est encore plus longue et intervient 24 heures après la fécondation (Malaquin, 1934, p. 1805). A ce moment, le pôle végétatif est représenté par 4 macromères riches en vitellus et fortement colorés en orangé vif et le pôle animal par 4 micromères de couleur pâle. La séparation des 2 substances fondamentales de l'œuf est dès lors presque terminée, et mise en évidence par la différence de couleur (fig. 6). Comme il est de règle pour les Annélides Polychètes, le développement est spiral, d'un type à peu près pur.

Pendant quelques temps, les 4 macromères ne se développent pas, laissant les micromères se multiplier, si bien que l'on peut difficilement parler des stades 16 ou 32 cellules (fig. 7). A tous ces stades, la séparation du deutoplasme coloré en orangé vif et contenu dans les 4 macromères se continue, les multiples micromères restant incolores.

Au cours de la seconde journée, la larve atteint le stade de morula, commence à nager (fig. 8), puis se transforme en blastula. Le vitellus forme une plaque centrale très colorée, débordée tout autour par la substance animale plus claire et finement granuleuse, qui se développe rapidement et finit par recouvrir complètement la première : la gastrula se forme donc par épibolie. Des cils apparaissent tout autour de la larve et finissent par constituer la ceinture complète de la jeune trochophore. Celle-ci a la forme d'un ovale peu allongé et possède 2 taches oculaires orangées ; elle nage vigoureusement en ligne droite (fig. 9).

Au cours de la troisième journée, la trochophore s'enrichit de cils puissants, au niveau du prototroche, rangés en 4 ou 5 cercles parallèles, d'une touffe apicale représentée par un cil unique et d'un revêtement continu de petits cils sur la face ventrale (Malaquin, 1925, p. 325, fig. 1). A ce moment, la trochophore semble bossue et ne se meut qu'avec lenteur (fig. 10). La bouche est à peine visible, elle n'est d'ailleurs pas fonctionnelle. Tout l'animal est bourré de grosses sphères d'un orangé vif, parmi lesquelles se détachent 2 gros points

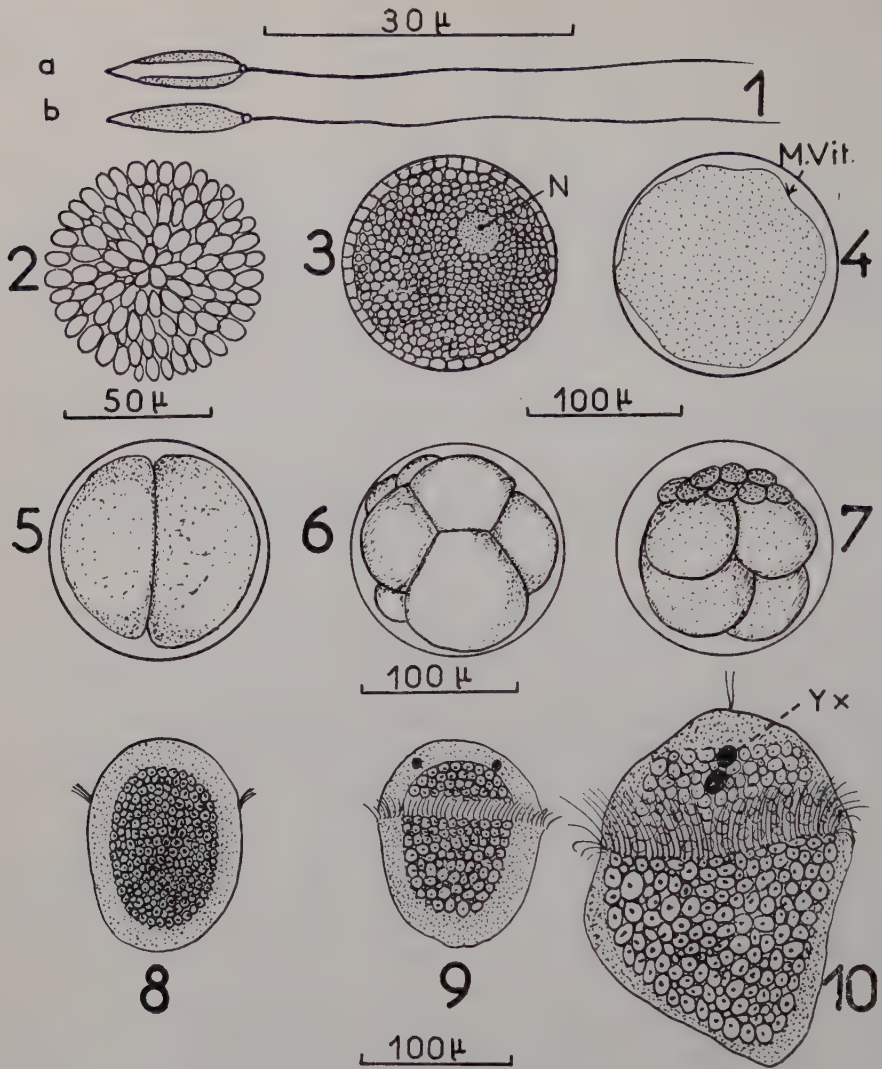


FIG. 1. — Spermatozoïdes de *Salmacina dysteri* : a) vu de face ; b) vu de profil.

FIG. 2. — Spermatocytes de *Salmacina dysteri*, en amas morulaire.

FIG. 3. — Ovocyte à l'état quiescent : N. noyau.

FIG. 4. — Ovule fécondé : M. vit. membrane vitelline de fécondation.

FIG. 5. — Œuf au stade 2.

FIG. 6. — Œuf au stade 8 : 4 gros macromères orangés, 4 micromères incolores.

FIG. 7. — Œuf au stade 16-32 : 4 gros macromères orangés, de nombreux micromères incolores.

FIG. 8. — Larve au stade morula : coupe optique.

FIG. 9. — Jeune trochophore de 2 jours.

FIG. 10. — Trochophore de 3 jours : Yx. yeux.

rouges, les futures taches oculaires. La partie ectodermique de la larve est d'un jaune verdâtre très pâle contrastant avec la couleur vive de l'intérieur. Le lendemain, la larve s'allonge aux dépens de son épaisseur et 3 sétigères commencent à se marquer par l'apparition de soies. Les taches oculaires toujours très rouges s'incurvent légèrement : je n'en ai vu que 2 par larve alors que Giard en signale 4 (1876, p. 235). A cet état, la larve est redevenue vive et nage vigoureusement, grâce aux grands cils de son prototroche (fig. 11). La touffe apicale s'est divisée en 3 petits bouquets. Un télotroche s'est formé, ainsi que 2 grands cils raides fixés au pygidium parmi de nombreux autres plus petits. L'ectoderme et la paroi musculaire qui s'épaissit en-dessous apparaissent en granulé fin presque incolore, tandis que la réserve de deutoplasme interne est encore constituée de grosses sphérules orangées.

Au cinquième jour, la larve est devenue une métatrochophore plus allongée, avec affinement de ses formes, réduction du deutoplasme et épaississement de la paroi tégumento-musculaire (fig. 12). Les touffes de cils des deux extrémités se sont simplifiées ; chacune s'étant transformée en une baguette rigide, faite de cils agglutinés. Le prostomium en porte 3, le pygidium 2, que de Saint-Joseph avait décrits comme des organes tactiles (1894, p. 343).

Formes post-larvaires

Au sixième jour, quelques larves commencent à opérer leur métamorphose, les faisant passer de la forme larvaire à des formes se rapprochant de celle de l'adulte. Le prostomium se développe, accompagné de 2 expansions latérales incolores, ébauches de lobes branchiaux et en même temps la collerette s'amorce (fig. 13). L'animal qui mesure maintenant 250 μ de longueur, possède 3 sétigères : au premier les soies étant nettement limbées et une paire d'uncini, à la hauteur du troisième sétigère. La plaque onciale est presque rectangulaire. Au-dessus de la collerette subsiste la ceinture ciliée du prototroche, celle du télotroche a disparu, tandis que le pygidium s'est recouvert sur toute sa surface de cils très fins et très nombreux. Deux grosses cellules réfringentes apparaissent au pygidium, ce sont des cellules sécrétrices. L'animal possède encore un deutoplasme abondant qui lui conserve sa couleur orangée assez vive, sauf aux lobes branchiaux et sur le pourtour du corps où la coloration est faible. Le prostomium est piqué d'un semis de très petits points orangés, les taches oculaires d'un rouge vif y subsistent. La nage se fait plus lente et est fréquemment remplacée par une reptation assez lourde ; souvent l'animal se colle au fond du cristalliseur, sans chercher appui sur les menus grains de sable (Malaquin, 1903, p. 389).

A son septième jour la larve présente toujours la même couleur orangée, due au deutoplasme réparti sur presque toute sa longueur. L'anus est maintenant ouvert et la partie de l'intestin qui y aboutit est abondamment ciliée, ainsi que l'extrémité du pygidium. Le deutoplasme formé de grosses inclusions huileuses arrondies dans la partie moyenne du corps, est réduit à de fines granulations dans les régions antérieure et postérieure (fig. 14).

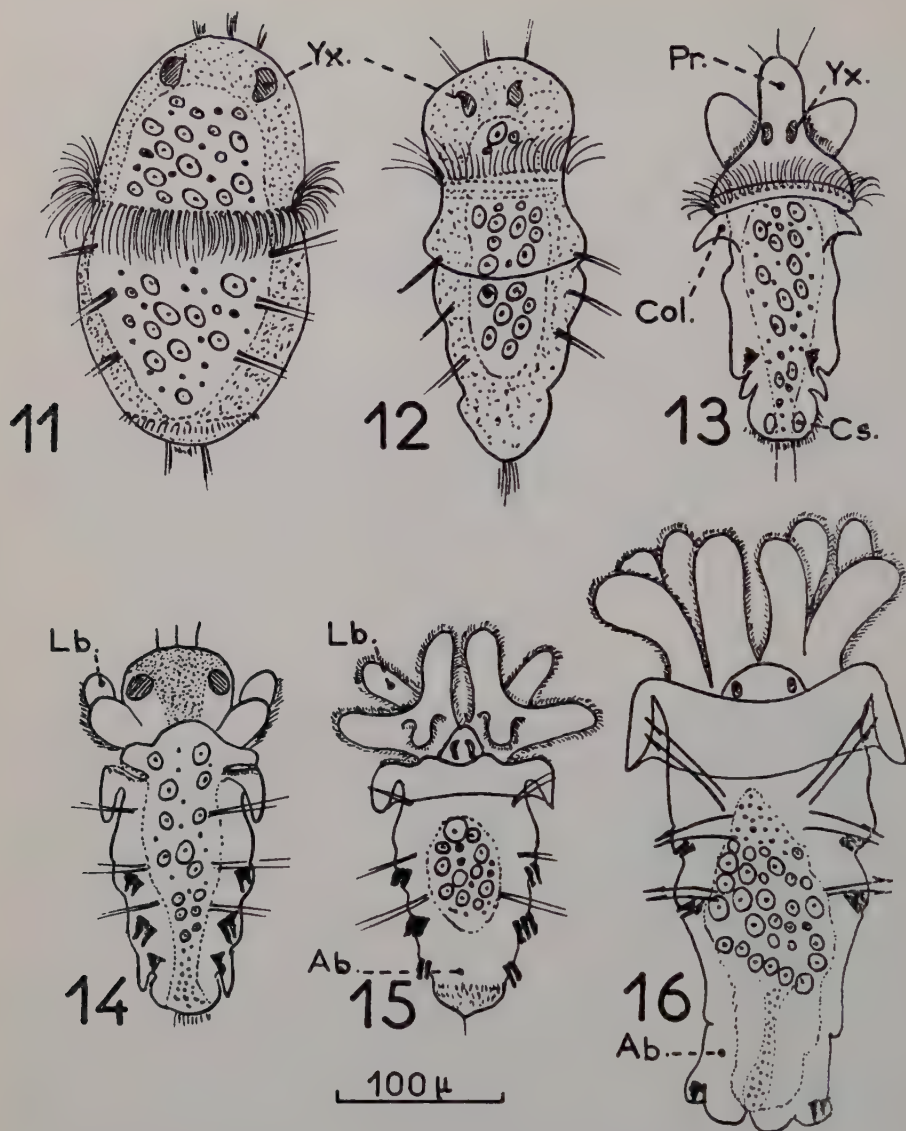


FIG. 11. — Trochophore de 4 jours : Yx. yeux rouges.

FIG. 12. — Métatrochophore de 5 jours : Yx. yeux rouges.

FIG. 13. — Métatrochophore de 6 jours : Pr. prostomium ; Yx. yeux ; Col. collerette ; C.s. cellules sécrétrices.

FIG. 14. — Métatrochophore de 7 jours : L.b. lobes branchiaux.

FIG. 15. — Métatrochophore de 8 jours : L.b. lobes branchiaux ; Ab. abdomen.

FIG. 16. — Jeune Ver fixé ; Ab. abdomen.

Les taches oculaires sont rouges sombres. En avant de la tête, les 3 longs cils raides tactiles oscillent à la manière des antennes des Insectes. Les lobes branchiaux incolores ont conservé quelques cils très fins, chacun d'eux s'est divisé en deux parties. Le prototroche puissant et actif jusqu'alors a presque disparu ; il en reste seulement quelques vestiges aux épaulements de la collerette. La larve peut encore nager quelque peu, à l'aide des cils voisins des lobes branchiaux, mais elle rampe surtout sur le fond et s'y colle par son pygidium, résistant assez bien à la succion d'une bonne pipette. La collerette apparaît nettement et se rabat vers l'arrière ; 4 sétigères sont maintenant marqués. Le premier porte 2 paires de soies limbées à la rame dorsale, le second et le troisième ont 2 paires de soies limbées et 2 plaques onciales rectangulaires, le quatrième a 2 paires de plaques onciales semblables aux précédentes.

Au huitième jour, la larve est beaucoup moins colorée et paraît presque entièrement transparente, sauf en son centre où est concentré le reste du deutoplasme. Celui-ci est toujours constitué de grosses sphérules orangées, mêlées de quelques-unes plus petites (fig. 15).

Le protomium larvaire a beaucoup régressé, il n'en reste plus qu'un lobe à peine marqué sur lequel subsistent les 2 taches oculaires qui ont pris une teinte rouge très foncée, presque noire. Les lobes branchiaux se sont développés et les 4 filaments branchiaux de l'adulte apparaissent de chaque côté. Ils sont ciliés sur tout leur pourtour et portent à leur extrémité 1 ou 2 longs cils raides. Les soies sont devenues plus longues, mais n'ont pas augmenté en nombre ; les uncini ont augmenté d'une unité au troisième et au quatrième parapodes. La larve se traîne au fond du cristallisoir et ne nage plus du tout. Elle reste nue ; l'ébauche du tube ne paraît pas encore, malgré les nombreux petits débris qui jonchent le fond du cristallisoir et pourraient servir de stimulus comme Wilson (1952) l'a constaté pour plusieurs Annélides, notamment pour *Ophelia bicornis*, *Owenia fusiformis*, *Scolecopsis fuliginosa* et *Melinna cristata*.

Durant 2 à 3 jours, le jeune Ver passe son temps à se coller au substratum et à s'en dégager pour ramper péniblement. Vers le douzième ou le treizième jour, il se fixe définitivement. Pour cela le pygidium se colle au substrat, grâce à la sécrétion de ses deux glandes postérieures, et les uncini saillants s'agrippent solidement. L'animal a acquis 4 filaments branchiaux de chaque côté, assez allongés mais encore dépourvus de barbules transversales, une vaste collerette très rabattue vers l'arrière ; le prostomium arrondi s'y distingue encore avec ses 2 yeux d'un rouge sombre. Le deutoplasme encore existant est concentré dans la partie moyenne de l'animal sous forme de grosses sphérules orangées ; celles-ci sont réduites en menus fragments au cours de la digestion dans la partie antérieure du tube digestif et de déchets dans sa portion terminale (fig. 16).

L'animal peut vivre encore assez longtemps, semble-t-il avec cette réserve provenant de l'œuf, sans absorber aucune nourriture extérieure. Il se fixe aussi facilement sur la paroi de verre du cristallisoir que sur la surface du tube des vieilles Salmacines. Ses 3 sétigères thoraciques comportent chacun 2 paires de soies ; les deuxième et troisième paires sont aussi munies de quelques uncini. L'abdomen ne comporte à ce moment qu'un seul segment pourvu d'uncini (fig. 16),

Peu à peu il s'allonge en formant de nouveaux segments à partir du pygidium, puis le thorax à son tour complètera le nombre de ses segments à 7, 8 ou 9, selon les individus. Il existe chez *Salmacina*, deux centre de multiplication des cellules : l'un dans le segment antepygidial, l'autre à la base du troisième segment thoracique larvaire. Chez *Mercierella enigmatica* Fauvel, le développement suit le même processus, à tel point que deux jeunes *Salmacina* et *Mercierella* présentent des thorax presque superposables. Chez cette dernière cependant la croissance du thorax est plus rapide que celle de l'abdomen et très vite l'individu possède ses 7 segments thoraciques définitifs, tandis que ceux de l'abdomen croissent pendant plusieurs mois. Une autre différence existe entre les 2 espèces pour les processus de régénération. Lorsque *Mercierella enigmatica*, ou n'importe quel autre Serpulien (sauf *Salmacina dysteri*) subit une amputation dans la région thoracique, la régénération se fait aux dépens des autres segments thoraciques ; chez *Salmacina dysteri*, ce sont les premiers segments abdominaux qui sont remaniés et fournissent le matériel de régénération (Malaquin, 1903, p. 390) dont sont formés les segments thoraciques nouveaux. Cette « morphallaxie » habituelle chez les Sabeliens (Bobin, 1944, p. 81 ss), ne se rencontre que chez *Salmacina dysteri* pour les Serpuliens (Cresp, 1952, p. 1953 ; 1953, p. 2411).

Fabrication du tube

Peu après sa fixation, le jeune Ver secrète son tube. Ce tube élaboré par la collerette, débute par une portion très courte (100 à 150 μ environ) de substance membraneuse très mince, transparente

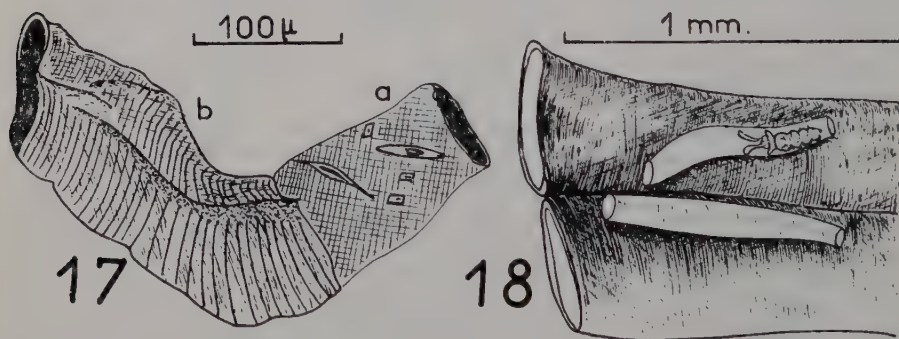


FIG. 17. — Tube jeune de *Salmacina dysteri* : a) partie membraneuse ; b) partie calcaire.

FIG. 18. — Jeunes tubes de *Salmacina dysteri*, fixés sur de vieux tubes de la même espèce.

et collante, sur laquelle viennent s'incruster des Diatomées et divers débris (fig. 17). Puis la substance calcaire prolonge cette ébauche et le tube définitif se construit irrégulièrement cylindrique. Il est formé de lamelles successives de calcaire, dont les stries transversales se voient aisément au microscope optique ordinaire, grâce à la transparence relative de l'ensemble (fig. 18).

Conclusion

Le développement de *Salmacina dysteri* est donc bien conforme à celui que nous connaissons déjà pour un grand nombre de Serpuliens.

Cette étude, en vérifiant à nouveau des processus souvent reconnus dans cette famille, mais la plupart du temps de manière fragmentaire a pu suivre tout au long de leur développement un grand nombre d'œufs, qui à travers tous les stades successifs sont arrivés à la forme adulte. Avec de nombreuses précisions de détail, elle apporte une chronologie exacte pour chacun des stades décrits, tant larvaires que post-larvaires.

(Station Biologique de Roscoff,
Laboratoire de Zoologie de la Faculté libre d'Angers).

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BOBIN, G., 1944. — Morphogénèse des soies chez les Annélides Polychètes. *Ann. Inst. Océan. N.S., XXII, fasc. 1*, pp. 1-106, 6 pl.
- CASANOVA, L., 1954. — Développement de *Spirorbis corrugatus*. *Recueil des Travaux de la Station Maritime d'Endoume. Fasc. 13, bull. n° 8*, pp. 163-173.
- CRESP, J., 1952. — Régénération de parties du corps chez l'Annélide *Hydroides norvegica*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 235, pp. 1553-55.
- CRESP, J., 1953. — Thorax supplémentaire par morphallaxie chez l'Annélide *Salmacina incrustans*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 236, pp. 2441-3.
- CRESP, J., 1954. — Inversion de polarité dans le bourgeonnement de *Salmacina incrustans*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 239, pp. 1148-1152.
- DALYELL, J.G. 1853, — The powers of the Creator displayed in the creation ; or observations on life amidst the various forms of the humbler tribes of animated nature with practical comments and illustrations. *London. John van Voorst. 2 volumes, 1-359 pp., 46 pl.*
- DAY et WILSON, D., 1934. — On the relation of the substratum to the metamorphosis of *Scolecopsis fuliginosa*. *Journ. Mar. Biol. Ass. XIX*, pp. 655-662.
- GIARD, A., 1876. — Note sur l'embryogénie de la *Salmacina dysteri* Huxley. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 82, pp. 233-235.
- GIARD, A., 1876. — Note sur le développement de la *Salmacina dysteri*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 82, pp. 285-288.
- LA GRECA, M., 1947. — Autotomia, moltiplicazione e rigenerazione in *Salmacina incrustans*. *Arch. Zool. Torino, vol. 31*, pp. 239-275, fig. 1-15.
- HÖGLUND, M., 1951. — Notes on the morphology and biology of some spirorbis larvae. *Zool. Bidrag fran Uppsala, vol. 29*.
- HUXLEY, Th., 1855. — On a hermaphrodite and fissiparous species of tubicolous annelid. *Edinburgh new Philos. Journ. N.S. vol. I*, pp. 113-129.
- MALAQUIN, A., 1895. — La formation du schizozoïte dans la scissiparité chez les Filigranes et les Salmacines. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 121, pp. 953-955.
- MALAQUIN, A., 1903. — La morphogénèse chez *Salmacina dysteri* La Métamérisation hétéronome. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 136, pp. 389-391.
- MALAQUIN, A., 1911. — L'accroissement et les phases sexuelles de *Salmacina dysteri*. *Zool. Anz. Leipzig*, 37, pp. 197-208.
- MALAQUIN, A., 1924. — Les glandes génitales et les cellules sexuelles primordiales chez l'Annélide *Salmacina dysteri*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 179, pp. 1248-1251.

- MALAUQUIN, A., 1925. — La ségrégation, au cours de l'ontogénèse, de deux cellules sexuelles primordiales, souches de la lignée germinale, chez *Salmacina dysteri*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 180, pp. 324-327.
- MALAUQUIN, A., 1925. — Les cellules germinales (gonocytes) sont au cours de la reproduction asexuée de *Salmacina dysteri*, la source de la prolifération blastogénique. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 180, pp. 873-875.
- MALAUQUIN, A., 1934. — Nouvelles observations sur la lignée germinale de l'Annélide *Salmacina dysteri*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 198, pp. 1804-1806.
- NYHOLM, K., 1950. — Contribution to the life history of the Ampharetid *Melinna cristata*. *Zool. Bidrag. Uppsala, Bd. 29*, pp. 79-91.
- OKUDA, Sh., 1946. — Studies on the development of Annelida Polychaeta. I. *Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ., Journ. ; vol. 9, n° 2*, pp. 115-219, 17 pl., 33 fig.
- SABATIER, 1882. — De la spermatogénèse chez les Annélides Polychètes. *Revue des Sc. Nat. de Montpellier*, tome X, p. 249, pl. VII et VIII.
- SAINT-JOSEPH, de, 1894. — Annélides Polychètes des Côtes de Dinard. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 7^e série, t. XVII, pp. 1-395, 13 pl.
- SEGRIVE, F., 1941. — The development of the serpulid *Pomatoceros triqueter*. *Micr. Sci. London, quart. Journ.* 32, pp. 467-540, 25 fig.
- SOULIER, A., 1902. — Les premiers stades embryologiques de la Serpule. *Trav. Inst. Zool. Montpellier. Mém., série 2, vol. 9*, pp. 1-78, 4 pl.
- SOULIER, A., 1920. — La couronne équatoriale ciliée de la trochosphère chez *Protula meilhaci*. *Arch. Zool. Exp. et Gén. Paris ; vol. 59*, pp. 1-4.
- RULLIER, F., 1955. — Développement du serpulien *Mercierella enigmatica* Fauvel. *Vie et Milieu. Tome VI, fasc. 2*, pp. 225-240, 11 fig.
- WILSON, D., 1952. — The influence of the nature of the substratum on the metamorphosis of the larve of marine animals, especially the larvae of *Ophelia bicornis*. *Ann. Inst. Océan. N.S. XXVII, fasc. 2*, pp. 50-156.

LES DÉMOSPONGES DES CÔTES DE FRANCE

I. — Les Clathriidae

par

Claude Lévi

Faculté des Sciences de Strasbourg

I. — INTRODUCTION

La détermination des Spongiaires d'Europe occidentale, de la Mer du Nord à l'Italie, est d'autant plus délicate qu'il n'existe jusqu'à présent aucune autre faune d'ensemble que celle d'Arndt (1934) du Tierwelt der Nord und Ostsee. Il est donc toujours indispensable de se référer aux monographies de Bowerbank, Schmidt ou Haeckel, qui sont des ouvrages anciens et dont les descriptions sont fréquemment incomplètes et parfois erronées. Il faut encore se référer aux multiples travaux de Topsent, notamment à ses monographies de 1894, 1895, 1900 et 1936-45, ainsi qu'aux mémoires de divers autres Zoologistes tels que Lendenfeld, Vosmaer et Burton.

C'est pourquoi j'entreprends progressivement l'établissement d'une faune de France des Spongiaires ; mais ce long travail de mise au point nécessite encore beaucoup de récoltes et pose à chaque instant des problèmes qui dépassent le cadre d'une faune locale, même aussi variée que celle des côtes de France et sort fréquemment des limites d'un ouvrage typique de détermination. Nous verrons, par exemple, dès ce premier essai, l'importance du problème de la croissance des éponges et l'impérieuse nécessité actuelle d'une étude approfondie de la formation et de la croissance du squelette spiculofibreux, qui peut, seule, permettre de faire la systématique des Poecilosclérides.

Sur le plan plus ingrat de la nomenclature, une Faune de France nécessite, d'autre part, la connaissance aussi complète que possible de la faune mondiale, connaissance personnelle, fondée sur l'examen d'échantillons récoltés sur place ou d'échantillons de collection. Cette affirmation peut paraître excessive aux spécialistes des groupes dont la systématique est établie de longue date, mais semblera évidente pour ceux qui s'intéressent aux groupes zoologiques de connaissance encore fragmentaire. Les efforts entrepris par de Laubenfels (1936) pour réformer toute la nomenclature générique n'ont pas exactement

abouti aux résultats qu'on pouvait en escompter, mais facilitent considérablement tous les travaux actuels et la disparition récente de ce grand Spongologue est unanimement regrettée.

Ce sont les Poecilosclérides qui feront l'objet de ces premières remarques sur les Démosponges des côtes de France. Ce choix m'était en quelque sorte imposé par l'existence des monographies de Topsent consacrées aux Trétractinellides, aux Carnosa et aux Hadromérides et par celle toute récente de Vacelet relative aux Keratosa. Ce sont, ainsi, les divers ordres et familles des Poecilosclérides, Halichondrides, Haplosclérides et Axinellides, dont l'étude critique reste à faire et on ne peut s'en dissimuler les difficultés.

Par la multiplicité de leurs catégories spiculaires, les Poecilosclérides pourraient sembler d'un abord facile, mais nous verrons que tel n'est pas le cas général ; cela tient en grande partie au nombre encore trop restreint de localités étudiées et au très petit nombre de spécimens récoltés, qui interdit toute étude de la variabilité écologique et géographique, à plus forte raison une comparaison valable des spécimens atlantiques et méditerranéens. Les travaux d'écologie entrepris dans ces deux régions depuis ces dernières années, grâce surtout aux observations directes de Drach, Ernst, Forster, Sara et Vacelet faciliteront sans doute beaucoup notre travail ultérieur.

Les Spongiaires Démosponges Poecilosclérides groupent une importante série de genres, dont la diversité de la spiculation comme celle de l'architecture squelettique suffisent à montrer l'hétérogénéité. Longtemps classés dans la vaste famille des Desmacidonidae, subdivisée en Esperellinae et Ectyoninae par Ridley et Dendy, ces éponges possèdent pour la plupart des microscèles chéloïdes, auxquels s'ajoutent également des sigmas ou des toxes. Nous ne pourrions mieux faire, en guise d'introduction que de reprendre le bel exposé critique d'Hallmann (1912, pp. 137-146) et d'exposer ses conclusions sur l'anatomie et la systématique des Ectyoninae (Myxillinae de Hallmann).

Il est tentant de supposer, avec Hallmann, que les éponges les plus primitives de ce groupe, sont toutes des formes encroûtantes, de faible épaisseur, dont le squelette se réduit à une couche basale de spongine où se trouvent incluses les bases lisses ou épineuses de spicules dressés côte à côte en une plantation irrégulière. Ces spicules dressés sont très fréquemment de taille inégale et dans les cas extrêmes, il est possible d'en distinguer deux catégories : les uns allongés et dont les épines sont rares, notamment dans la fraction distale et qu'on nomme les spicules principaux, les autres, courts, à garniture d'épines complète, qu'on appelle spicules accessoires. Surmontant cette forêt de spicules dressés, la couche ectosomique de l'éponge, fréquemment couverte d'une membrane, est soutenue par une troisième catégorie de mégascèles appelés auxiliaires ou dermiques, auxquels se joignent, parfois en grande abondance, les divers types de microscèles. Telle est par exemple la structure caractéristique des *Hymedesmia* Bow. ou des *Leptoclathria* Tops (fig. 1).

Les charpentes caractéristiques de tous les autres genres dérivent de ce type particulièrement simple de squelette et en dérivent à la suite du développement en hauteur de l'éponge, alors soutenue par des files ascendantes de spicules ou par des fibres de spongine, ou

encore par l'association de spicules et de spongine en charpente de type plumeux ou de type réticulé (fig. 2). La plupart des espèces conser-

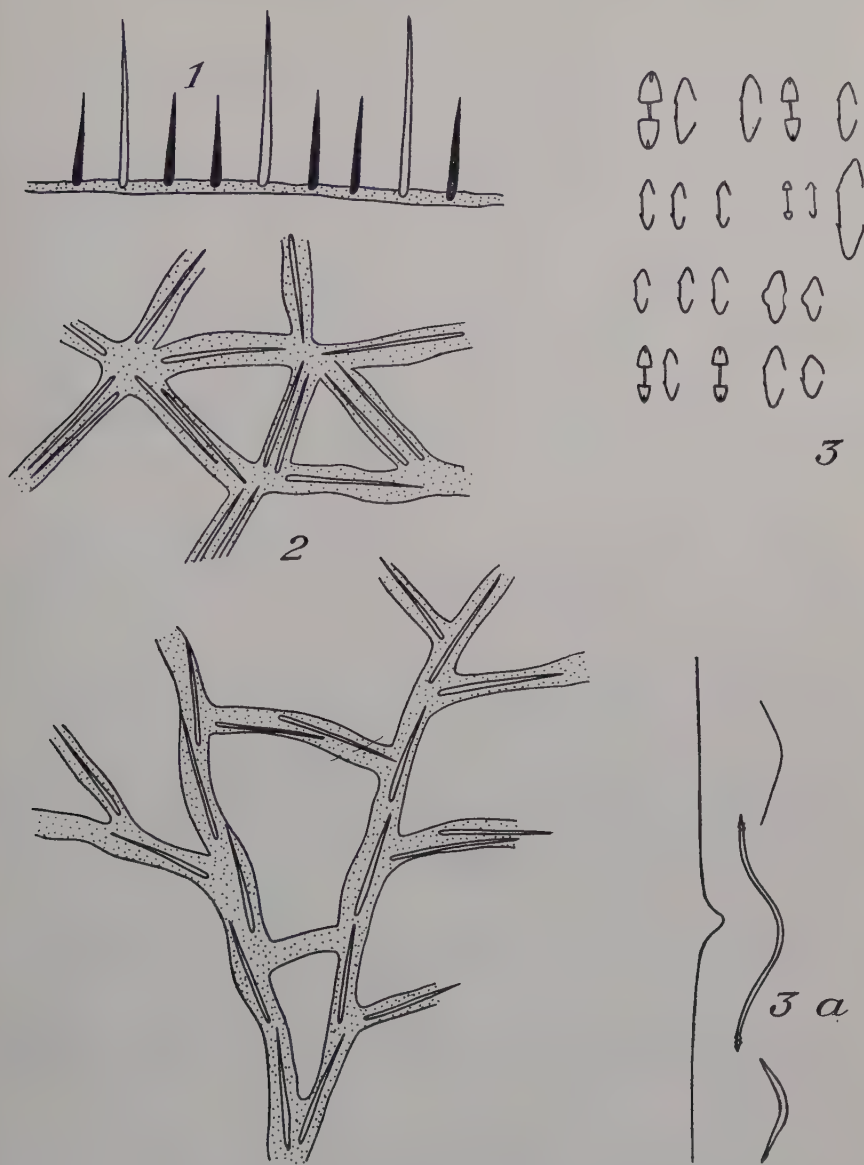


FIG. 1. — Squelette hymedesmioïde.

FIG. 2. — Squelette réticulé et plumoréticulé.

FIG. 3. — Isochèles palmés et toxes.

vent très nettement les trois groupes de mégasclères précités, mais certaines formes ont un squelette simplifié par perte ou atrophie d'un de ces trois groupes, ou modifié par remplacement fonctionnel, les spicules auxiliaires s'incorporant par exemple dans le squelette princi-

pal ; le pourcentage plus ou moins élevé de spongine intervient également dans ces modifications de structure de la charpente, les fibres incorporant certaines catégories de mégasclères ou les repoussant continuellement au cours de leur croissance.

Ces quelques indications suffisent pour imaginer les multiples aspects du squelette des Ectyoninae et pour en expliquer également les nombreux essais de subdivisions systématiques. Dans leurs tentatives, les Zoologistes se sont heurtés à une difficulté d'un autre ordre. On sait depuis longtemps, en effet (Wilson 1911, Topsent, 1924) que les formes massives ou dressées d'Ectyoninae passent après leur fixation et leur métamorphose par des stades morphologiques successifs, dont les charpentes correspondent à celles qu'on peut observer dans diverses espèces encroûtantes ou de peu d'épaisseur. Ces observations montrent naturellement la grande parenté de toutes ces formes, mais jettent inévitablement la suspicion sur de nombreuses déterminations spécifiques et génériques, car la classification générique est encore très mal définie. Il existe ainsi des séries génériques plus ou moins parallèles, telles que *Leptoclathria* Tops., *Microciona* Bow. et *Clathria* Schmidt ou *Hymedesmia*, *Pronax* Gray, etc... dont certaines espèces ont été fréquemment transférées d'un genre à l'autre.

Nous avons jusqu'à présent considéré l'ensemble des Ectyoninae mais je me propose dans ce travail d'étudier uniquement la systématique des Ectyoninae caractérisées par leurs microscclères isochèles palmés auxquels s'ajoutent fréquemment des toxes et éventuellement des raphides (fig. 3).

Ces nombreuses espèces sont groupées sous les noms de famille des Clathriidae, Microcionidae et se retrouvent dans la grande monographie de de Laubenfels (1936) dispersés parmi les Microcionidae, les Ophlitaspongiidae, Amphilectidae et Plocamiidae. Nous aurons donc à discuter ou à signaler incidemment les genres *Clathria* Schmidt, *Microciona* Bow., *Leptoclathria* Tops., *Ophlitaspongia* Bow. *Rhaphidophylus* Ehlers, *Tenacia* Schmidt, *Dictyoclathria* Tops. *Antho* Gray, *Thalysias* Duch. et Mich. *Artemisina* Vosm., *Amphilectus* Vosm., etc...

L'extrême confusion qui règne dans les ouvrages systématiques à propos de ces divers genres résulte notamment de descriptions génériques et spécifiques totalement insuffisantes d'anciens auteurs et des vains essais de fusions génériques tels que ceux de Vosmaer (1933-35) dont nous aurons à reparler. Pour simplifier cet exposé il me paraît d'abord utile de faire l'historique des genres *Clathria* Schmidt et *Microciona* Bow, dont les diagnoses représentent un élément important de cette discussion.

II. — Le genre *CLATHRIA* Schmidt 1862

La diagnose originale de Schmidt (1862) est la suivante : « *Hali-chondriae maxime ramosae, ramis in modum clathrorum saepissime inter se connexis. Substantia aciculas involvens subcornea, elastica dum aqua est imbuta, fragilis et fere friabilis, dum spongia est exsiccata, rete microscopicorum spiculorum, ista substantia conjunctorum*

maxime irregulare » et il ajoute « Die Clathrien sind von Grund aus ästig, die Aeste vielfach, mit einander verbunden und gehn in einander über, so dass sie ein dichtes Gitterwerk bilden. Die Nadeln sind theils vollständig von den hornartigen Substanz eingehüllt, theils stecken sie nur mit dem stumpfen Ende darin und magen sonst frei in die Maschen hinein. Die Maschen sind ganz unregelmässig, nahe der Oberfläche aber ebenso beschaffen, wie nach innen so dass namentlich keine feste Axe gebildet wird. Der Schwamm wird wieder elastisch, wenn man ihn nach langen Trocken liegen wieder einweicht. »

Deux espèces : 1) *Clathria coralloides* Schm. 2) *Clathria compressa* Schm.

Hors la forme, cette diagnose ne fait allusion qu'à la charpente et signale la présence de spongine en fibres réticulées englobant la base de spicules, mais elle néglige totalement les microsclères. Il est certain qu'elle repose sur un examen de *C. coralloides* O.S. Cependant, en 1864, Schmidt figure un exemplaire de *C. compressa*, qui peut d'après lui, être considéré comme le type du genre. En 1880, Vosmaer complète cette diagnose en indiquant l'existence d'ancres minuscules équidentées et de mégasclères lisses ou épineux, ce qui vaut pour bien d'autres genres d'Ectyonines.

Pour Ridley et Dendy (1887), le genre *Clathria* Schm. groupe des éponges « ... of various form generally erect, possessing usually a well developed horny fibre cored by stylote spicules and echinated by small spined styli. Typical microscleres small palmatae isochelae ; no dermal special crust of spicules as in *Rhaphidophlus*. » Cette diagnose précise adoptée par la suite par Topsent est complétée par Dendy (1905) qui note l'allure réticulée du squelette de spongine.

Le genre *Clathria* Schmidt comprend ainsi des éponges généralement massives et dressées. Leur squelette réticulé (fig. 4) se compose de fibres de spongine qui contient des acanthostyles ou styles principaux et s'hérissent d'acanthostyles accessoires. Sont encore présents, les spicules auxiliaires, dermiques et interstitiels, styloïdes et les microsclères isochèles palmés et toxes.

Ainsi défini, le genre *Clathria*, abondant en régions tropicales n'est représenté sur nos côtes que par un petit nombre d'espèces.

III. — Le genre *MICROCIONA* Bowerbank 1862

Sa diagnose originale est beaucoup plus précise que celle de *Clathria* Schm. « A common basal membrane whence spring at or about right angles to its plane numerous separate columns of spicula intermixed with keratode, furnished externally with spicula which radiate from the columns and various angles towards the dermal surface of the sponge. » L'espèce type *M. atrasanguinea* Bow. possède des mégasclères à tête plus ou moins épineuse, assez peu divisibles en principaux et accessoires, des auxiliaires dermiques styloïdes et des microsclères isochèles palmés et toxes. Cette diagnose peut paraître parfaitement claire pour définir les *Microciona*, mais elle ne l'est pas assez si l'on envisage maintenant les cas limites.

IV. — Le genre *THALYSIAS* Duch. et Mich.
 Comparaison des genres *CLATHRIA* et *MICROCIONA*

Le genre *Thalysias* (*Thalysias*, *Talysias*) D. et M. est aussi mal défini que tous les autres genres de ces auteurs. « Chez les *Thalysias*, les portions cernées du réseau sont atrophiées et les mailles ne sont formées que par des faisceaux de spicules ; leur surface ne présente pas de pinceaux fibreux, mais elle est en général lisse et recouverte d'un encroûtement persistant. La surface ne présente ni nervures anastomosées, ni une texture celluleuse ; quelquefois cependant, la croûte alcyonnique de ces espèces examinées à la loupe, laisse apercevoir un réseau très serré de pores très fins. » Cette diagnose générique est donc nulle et *Thalysias* contient parmi des espèces difficilement identifiables quelques Hadromérides.

Pourtant, le genre *Thalysias*, encore utilisé par Carter, est repris en 1936 par de Laubenfels, qui en fait l'un des genres les plus caractéristiques de ses Microcionidae. Comme type, il choisit *T. virgultosa* (Lam.) dont D. et M. indiquent pourtant qu'il s'agit d'une espèce atypique, proche de *Pandaros* D. et M., et qu'il transforme à la suite d'un raisonnement complexe en *T. juniperina* (Lam.) (1936, p. 106). Laisant de côté ces discussions spécifiques, je m'arrêterai sur la diagnose générique que donne Laubenfels : Les *Thalysias* sont des éponges à squelette corné bien développé, dont les fibres contiennent des monaxones lisses et sont hérissées de monaxones épineux. Les spicules dermiques sont des monactines nombreux, généralement dressés et subtylostylotes.

Considérant que le genre *Clathria* Schmidt est défini par la spiculation de *C. coralloides* O.S., Laubenfels transfère donc à *Thalysias* D. et M. toutes les *Clathria* dont la spiculation correspond à celle de *C. compressa* O.S. (1936, p. 105). Cependant, en 1954, il reprend le genre *Clathria* pour toutes les espèces de type *compressa* tout en conservant le genre *Thalysias* D. et M. dont la signification redevient pour le moins imprécise. Il me semble, dans ces conditions, parfaitement inutile de conserver le genre de Duchassaing et Michelotti.

Inclus par de Laubenfels dans les Microcionidae, *Thalysias* D. et M. ne peut se distinguer d'après lui de *Microciona* Bow. que par le squelette fibreux et le squelette dermique plus élaborés. Nous en revenons ainsi à l'un des points importants de cette discussion, c'est-à-dire les rapports qui existent entre les formes encroûtantes et les formes massives ou dressées, que le cas particulier de *Spongia prolifera* Ellis et Solander va nous permettre d'étudier.

Microciona prolifera (Ellis et Solander) est une éponge américaine universellement connue depuis les travaux classiques de Wilson. Déjà bien décrite par Verrill (1873) cette espèce a fait l'objet de nouveaux examens minutieux de la part de Wilson (1911, p. 4), de Laubenfels (1949, p. 12) et Hartman (1958, p. 36).

Les éponges jeunes ou peu développées, encroûtantes et minces, ont un squelette formé de petites colonnes plumeuses typiques de *Microciona* (fig. 5). Cette structure caractéristique se retrouve dans les

jeunes éponges obtenues après dissociation et conservées quelques semaines en élevage, comme en témoigne la fig. 16, pl. III du travail de Wilson. Fréquemment l'éponge passe de la forme encroûtante à la forme massive et ramifiée. D'après Verrill, les rameaux sont alors soutenus par des fibres cornées, épaisses, qui se dirigent de l'axe vers la périphérie, latéralement et vers la région supérieure et se terminent en papilles qui portent une touffe de spicules divergents. Wilson distingue deux stades, lobé et ramifié. Les lobes renferment un réseau de fibres spiculocornées, qui se terminent en rameaux périphériques indépendants, perpendiculaires à la surface et de structure comparable aux ébauches squelettiques des spécimens encroûtants. La spongine est abondante et les spicules principaux y sont totalement ou partiellement inclus. Au stade ramifié, les lobes se sont développés et anastomosés et les fibres sont plus épaisses. Laubenfels signale encore que les spécimens lobés et ramifiés ne se développent qu'en région immergée. Le squelette se compose de nombreux tractus plumeux qui, éventuellement se ramifient et s'anastomosent.

Ces descriptions montrent que le squelette reste du type plumeux, surtout dans les régions périphériques et que les anastomoses entre les colonnes sont secondaires : le squelette n'est pas vraiment réticulé. Il reste alors à savoir, comme en doute Vosmaer (1935, p. 606) ou comme l'admet Hentschel (1912), si l'on peut distinguer *Microciona* et *Clathria* par leurs squelettes plumeux (ou plumoréticulé) ou réticulé. Il faut pour cela définir ces différents termes.

La charpente plumeuse des Poeciloscélérides comporte un axe spiculofibreux d'où divergent des spicules principaux et parfois accessoires de taille variable dont la pointe est dirigée vers l'extérieur et vers le sommet de la colonne axiale. Ces colonnes plumeuses initiales peuvent s'anastomoser et former un réseau irrégulier d'où la formation d'une charpente plumoréticulée.

Le squelette réticulé peut consister comme chez les Haplosclérides en une association de spicules, par leurs extrémités, délimitant des mailles triangulaires, quadrangulaires, etc... (squelette isodictyal). Il peut consister, comme chez les Dicyocératides, en un lacs de fibres primaires et secondaires d'anastomoses ou un réseau tout à fait irrégulier de fibres d'épaisseur variable.

Chez les Clathriidae, le squelette isodictyal caractérise comme nous le verrons, le genre *Antho* Gray et la charpente réticulée des *Clathria* s'apparente à celle des Dicyocératides ; les fibres qui contiennent les spicules principaux sont hérissées de spicules accessoires. La distinction des *Microciona* et *Clathria*, qui repose sur l'aspect plumeux ou non plumeux des fibres cornées reste claire dans le cas où l'on compare une *Microciona* encroûtante avec une *Clathria* dressée, mais devient comme en témoigne l'étude de *M. prolifera* (E. et S.) beaucoup plus subtile quand on compare des spécimens ramifiés des deux genres (en admettant que les formes massives puissent être des *Microciona*). La distinction reste tout aussi subtile quand on compare des spécimens encroûtants, *Microciona* ou jeunes « *Clathria* ».

V. — Le genre *LEPTOCLATHRIA* Topsent et les formes encroûtantes

Topsent (1928, p. 208) crée le genre *Leptoclathria* pour désigner les Clathriidae encroûtantes dont le squelette est formé de spicules principaux et accessoires tous perpendiculaires au substrat et la base incluse dans la lame de spongine commune (fig. 6).

Si l'on applique rigoureusement cette définition, toute éponge, dont les spicules, liés par la spongine, s'assemblent en ébauches de colonnes, doit être considérée comme une *Microciona* et l'expérience prouve que la plupart des formes encroûtantes sont susceptibles de passer de l'état leptoclathria à celui de microciona si ces deux états ne sont pas réalisés simultanément en deux points d'une même éponge. Cette distinction générique paraît donc illusoire. Comme exemple, nous pouvons utiliser les cinq *Clathria* encroûtantes décrites de Naples par Topsent (1925).

C. cleistochela : charpente intermédiaire entre *Leptoclathria* et *Microciona* : petits bouquets de spicules implantés dans la spongine basale (on pourrait parler d'un stade leptociona).

C. gradalis : 2 échantillons à l'état leptoclathria et un à l'état de microciona (début de colonnes plumeuses).

C. toximajor : échantillon partiellement leptoclathria et partiellement microciona. Même situation pour *C. toxitenuis*.

C. toxistrecta : un peu plus épaisse, a une charpente fibreuse où la spongine abondante, emprisonne entièrement la plupart des spicules principaux sans opérer de sélection d'après la taille, déborde largement autour d'eux et dessine un beau réseau.

Des 4 premières espèces, aucune n'est une leptoclathria typique et aucune ne peut être appelée *Clathria*. Ce sont des *Microciona*.

Quant à *C. toxistrecta*, sa charpente réticulée avec spicules englobés dans des fibres, permet de la considérer comme une vraie *Clathria* (sans isochèles).

Je ne pense donc pas que l'on puisse retenir le genre *Leptoclathria* Topsent. Il faut le mettre en synonymie avec *Microciona*. L'existence d'éponges déjà sexuées à l'état leptoclathria (comme c'est le cas pour *M. prolifera* d'après Wilson) n'est pas un argument pour le maintenir.

Pour conclure la première partie de cet exposé, trois possibilités majeures s'offrent au systématicien :

— utiliser d'une façon toute pragmatique comme appellation générique, les divers stades de croissance : leptoclathria, leptociona, microciona, clathria, ce qui conduit à une classification tout à fait arbitraire et de plus incommode ;

— maintenir arbitrairement les deux genres *Microciona* Bow. et *Clathria* Schmidt en classant comme *Clathria*, toute éponge à squelette réticulé ou formé de colonnes ascendantes anastomosées ;

— enfin, confondre les deux genres, en choisissant l'un ou l'autre créés la même année, 1862 (*Microciona*, comme stade intermédiaire ou *Clathria* comme stade final de croissance).

Il est encore prématuré de choisir entre ces trois solutions, mais

je préfère actuellement utiliser la seconde, ce qui s'accorde avec l'opinion de Laubenfels (1936) et permet une classification plus aisée. (*M. prolifera* doit ainsi s'appeler *C. prolifera*).

VI. — Les genres *SCOPALINA* Schmidt et *AMPHILECTUS* Vosmaer

Critiquant le travail de Bowerbank, Schmidt (1866, p. 15), note la synonymie *Microciona* = *Scopalina* Schmidt. Ce genre, dont l'espèce type est *S. lophyropoda* O.S. date de 1862. Il ressemble à *Microciona* par sa charpente de spongine formée d'une lame basale et de digitations englobant des mégasclères. Mais ce n'est qu'une convergence et *S. lophyropoda* O.S., commune en Méditerranée et très bien redécrite par Topsent, n'est pas une *Microciona*, même lipochèle.

Il est alors regrettable que Schmidt, en 1868, ait décrit une *Scopalina toxotes*, véritable *Microciona*.

Cette première source de confusion est amplifiée par la création en 1880, par Vosmaer, du genre *Amphilectus*, dont le nom est déjà très significatif en lui-même et qui rassemble une série d'espèces diverses, sous la diagnose sommaire : « Stabnadeln glatt oder (und) gedornt. Dazu Anker oder (und) Schaufeln mit gleichen oder ungleichen Enden; eventuelle auch Bogen un Haken. Sponginmasse sehr wechselnd. Kosmopolitisch. Type : *A. armatus* (Bow.) = *Microciona armata* Bow. = *Scopalina toxotes* Schmidt ».

Cette diagnose réceptacle est si vague qu'il faut rejeter purement et simplement le genre *Amphilectus* Vosm. C'est, trompé par cette synonymie regrettable, que Babic (1922) a signalé en Adriatique après Swartechewsky, en Mer Noire, *Amphilectus armatus* (Bow.). Détail curieux, dans son tableau critique des éponges britanniques Schmidt (1870, p. 76) ne transfère au genre *Scopalina* qu'une seule *Microciona* de Bowerbank : *M. fallax* et non *M. armata*.

VII. — Le squelette dermique auxiliaire

Les genres *RHAPHIDOPHLUS* Ehlers et *TENACIA* Schmidt

Le genre *Rhaphidophlus* Ehlers compte deux espèces récoltées près des côtes occidentales d'Europe : *R. jolicæuri* Topsent 1892, et *R. filifer* R. et D. var. *cantabrica* Orueta ; l'une encroûtante, l'autre dressée et flabellée. Leur diagnose mérite discussion et pose le problème du squelette auxiliaire des Clathriidae.

Rhaphidophlus est ainsi défini par Ehlers (1870, p. 31) « Schwamm aus netzformig vereinigten Balken mit dichten Rindenschicht aus stumpfspitzen Nadeln, darunter im Gewebe ein Netz von Hornfasern, welchen und um welchen die gleiche Nadeln liegen, ausserdem eingepflanzte gedornnte Nadeln, daneben gleichendige Doppelanker und mannigfach gebogene Kieselfäden ». Cette diagnose très explicite permet ainsi de distinguer *Rhaphidophlus* de *Clathria* par sa couche corticale dense de styles dermiques.

Tenacia Schmidt (1870, p. 56) créé pour *T. clathrata*, éponge dressée à squelette et port de *Clathria*, contient des éponges dont les fibres du réseau se terminent dans la couche dermique par un bouquet de spicules : « Man findet also in der Hautschicht zahlreiche strahlig und flach auseinander gelegte Pinsel und in den Zwischenräumen dieselben Nadeln, theils in Zügen, theils regellos zerstreut ».

La présence d'un squelette auxiliaire est constante chez les *Clathriidae*. Il se compose de styles ou subtylostyles généralement assez grêles, de longueur inégale et presque toujours nettement distincts des spicules principaux. Ces spicules auxiliaires se répartissent non seulement dans la couche dermique, mais également entre les fibres dans le choanosome et même dans les fibres en compagnie des spicules principaux. Dans la plupart des genres, ces spicules restent isolés ou groupés en petits faisceaux entremêlés. La coupure générique basée sur la singularisation d'un squelette auxiliaire dermique est acceptée par Ridley et surtout défendue par Topsent et Hallmann ; elle est tolérée par Thiele et combattue par Dendy, Wilson, Burton et de Laubenfels.

D'après Dendy, il existe tous les intermédiaires entre le squelette différencié typique des *Rhaphidophlus* et le squelette plus irrégulier des *Clathria*. Hallmann restreint le sens du genre *Rhaphidophlus* Ehlers, en admettant que les spicules dermiques dressés dérivent des auxiliaires normaux et sont plus courts. Il met ainsi l'accent sur l'aspect qualitatif du squelette dermique plus que sur son aspect quantitatif, mais maintient quelques réserves sur la validité du genre. En 1920, revenant sur son opinion, Hallmann récuse *Rhaphidophlus* et accepte *Tenacia* en notant que les trois sortes de styles lisses ne sont pas parfaitement distinctes et sont liées par une série de spicules de type intermédiaire...

Après examen de plusieurs échantillons en provenance de la région indopacifique, dont le derme épais contient des faisceaux divergents de styles longs ou courts, disposés, côte à côte, je ne puis accepter la diagnose d'Hallmann. L'acceptation ou le rejet de la diagnose d'Ehlers est un choix plus délicat, mais je pense qu'on peut maintenir le genre *Rhaphidophlus* Ehlers (= *Tenacia* Schmidt = *Echinonema* Carter), pour les *Clathriidae* à squelette réticulé ou plumoréticulé, dont les subtylostyles auxiliaires, abondants et de tailles variées, se disposent en éventails dermiques dressés, obliques ou même tangentiels (fig. 7).

Signalons pour terminer que Vosmaer (1935) range la grande majorité des *Rhaphidophlus*, sous le nom de *Microciona prolifera* (E. et S.) dans le troyus *spinosa*, caractérisé par des acanthostyles hérissés de taille variable, souvent courts, à fortes épines.

Des deux espèces déjà signalées d'Europe occidentale, seule *R. jolicœuri* Topsent répond à notre diagnose et *R. filifer* R. et D. var. *cantabrica* Orueta ne peut être qu'une *Clathria*.

VIII. — Les genres *ANTHO* Gray, *DICTYOCLATHRIA* Topsent
et *PLOCAMILLA* Topsent.

Le squelette réticulé d'*acanthostyles*

Le genre *Antho* Gray (1867, p. 524), est établi pour la *Myxilla involvens* O.S. de l'Adriatique. Il est ainsi défini « Sponge massive, Spicules of three forms. 1, thick pin shaped rugulose, 2, thick cylindrical, torn at the apices, 3, elongate needleshaped smooth. » La description originale de l'espèce type (1864, p. 37) avec figuration des spicules indique seulement qu'il s'agit probablement d'une Clathriidae encroûtante et les spicules cylindriques font penser aux acanthostrongyles des « *Plocamia* ». Ce genre, abandonné est repris par Burton (1930, p. 533), pour la même *Myxilla involvens* O.S. qui englobe, en synonymie spécifique : *Clathria morisca* O.S., *Artemisina mediterranea* Babic et peut être *Artemisina paradoxa* Babic.

Le genre *Dictyoclathria* Topsent (1920, p. 19) est très précisément défini : il s'agit « d'Ectyonines à charpente en réseau, composée d'acanthostyles plus ou moins épineux unis par de la spongine en quantité variable, sans acanthostyles hérissants. De longs styles lisses, solitaires s'implantent çà et là, aux nœuds du réseau, surtout au voisinage de la surface, qu'ils dépassent et rendent hispide. Les spicules ectosomiques monactinaux sont des subtylostyles grêles à renflement basilaire généralement armé de quelques épines en son sommet. Microscélères isochèles palmés, habituellement accompagnés de toxes : type *Clathria morisca* Schmidt = *Myxilla banyulensis* Tops. Cette diagnose résulte de l'étude d'échantillons de Schmidt conservés au Musée de Strasbourg.

Après examen de spicules dissociés, Burton (1930, p. 533) conclut à l'identité de *C. morisca* et *M. involvens* et place ainsi en synonymie *Dictyoclathria* avec *Antho*, mais il réutilise provisoirement *Dictyoclathria* en 1933 en établissant la synonymie de *Clathria morisca* méditerranéenne et d'*Isodictya beani* Bow. atlantique.

Avant d'aller plus loin dans la comparaison générique, il est important de souligner l'originalité de ces genres qui occupent une place toute spéciale dans les Clathriidae, en raison de leur squelette partiellement réticulé, de type isodictyal ou scalariforme (fig. 8). Ces formes à charpente réticulée sont groupées par Vosmaer (1935, p. 653), sous le nom global de *Microciona prolifera* (E. et S.) *Tropus renieroides*. Déjà dans sa diagnose de *M. involvens*, Schmidt parle d'un squelette qui combine les caractères de *Myxilla* et *Reniera*. Pour les mêmes raisons essentielles, Laubenfels (1936) regroupe les espèces dans une famille des Plocamiidae (*nec sensu* Topsent). Cette innovation n'a rien qui puisse surprendre si l'on songe que certaines « *Plocamia* » et notamment les *Plocamilla* Topsent, ont, à un détail près le même type de squelette (Burton 1935).

Les Clathriidae européennes, à squelette réticulé d'acanthostyles ou d'acanthostrongyles appartiennent actuellement à 4 genres : *Antho* Gray, *Dictyoclathria* Topsent, *Plocamilla* Topsent et *Heteroclathria* Topsent.

Heteroclathria T. se distingue aisément par ses lignes squelettiques primaires d'acanthostyles principaux reliés par des acanthotylotes transverses.

Les trois autres genres sont beaucoup plus étroitement associés. Le genre *Antho* peut être accepté si on lui applique la diagnose du genre synonyme postérieur : *Dictyoclathria* Topsent ; ce n'est ainsi qu'une modification de nomenclature.

Ont été signalées des côtes occidentales d'Europe, les espèces suivantes :

formes encroûtantes :

- Antho* : *Isodictya beani* Bow. 1866
 : *Clathria morisca* O.S. 1868 (Topsent 1925)
 : *Plocamia inconstans* T. 1925
 : *Artemisina mediterranea* Babic 1922

Plocamilla T. : *coriacea* Bow. 1874 = *Isodictya coriacea*
 formes dressées :

- Antho* : *Myxilla banyulensis* T. 1892
 : *Clathria morisca* O. S. (Topsent 1920, 1928)
 : *Artemisina paradoxa* Babic 1922
 : *Plocamia erecta* Ferrer Hernandez 1921

IX. — Les spicules accessoires. Le genre *OPHLITASPONGIA* Bowerbank

Le genre *Ophlitaspongia* Bow. (1866, p. 14) caractérisé par « un squelette fibreux réticulé, de fibres de spongine solides, cylindriques sans spicules internes, mais avec spicules divergents, à angles variés, isolés ou groupés, dont la base repose à la surface des fibres » permet d'étudier les *Clathriidae* à squelette réduit ou modifié. On peut en effet concevoir que les styles de l'*Ophlitaspongia seriata* (Grant) (= *O. papilla* Bow.) qui correspondent aux acanthostyles de nombreuses *Clathria*, sont des spicules principaux devenus hérissants, ce qui oblige à constater l'absence d'une catégorie particulière de spicules accessoires. La disposition divergente des spicules indique que le squelette des *Ophlitaspongia* est du type plumoréticulé et l'absence totale d'acanthostyles, à épines même rudimentaires semble confirmer que les styles lisses sont bien des spicules principaux et qu'il n'existe qu'un seul type de mégasclères à l'exception des auxiliaires. Dans ces conditions, que peut-on dire de la *Clathria coralloides* (Olivi) Schmidt, considérée par Bowerbank (1874, p. 10) comme une *Ophlitaspongia*. Une bonne description de Topsent (1925) qu'on ne peut que confirmer indique la présence de spicules principaux lisses et l'existence de spicules accessoires lisses également mais avec rudiments d'épines. Il s'agit donc bien d'une *Clathria* à spicules principaux incorporés (on doit en rapprocher une espèce australienne *C. transiens* Hallmann (1912, p. 253) à spiculation absolument comparable et port ramifié analogue). L'existence de ces deux espèces suffit à montrer les étroites relations qui unissent *Clathria* Schmidt et *Ophlitaspongia* Bow.

Parmi les autres genres à styles lisses figure notamment *Artemisina* Vosmaer 1885, bien revu par Burton (1930, p. 258), répandu au large de la côte occidentale d'Europe et dont le squelette assez confus, sans spicules accessoires hérissants, est très aberrant.

X. — Les microscières

Les microscières caractéristiques des *Clathriidae* sont les isochèles palmés et les toxes. Beaucoup de diagnoses génériques ou spécifiques reposent sur la présence ou l'absence de ces deux types de spicules

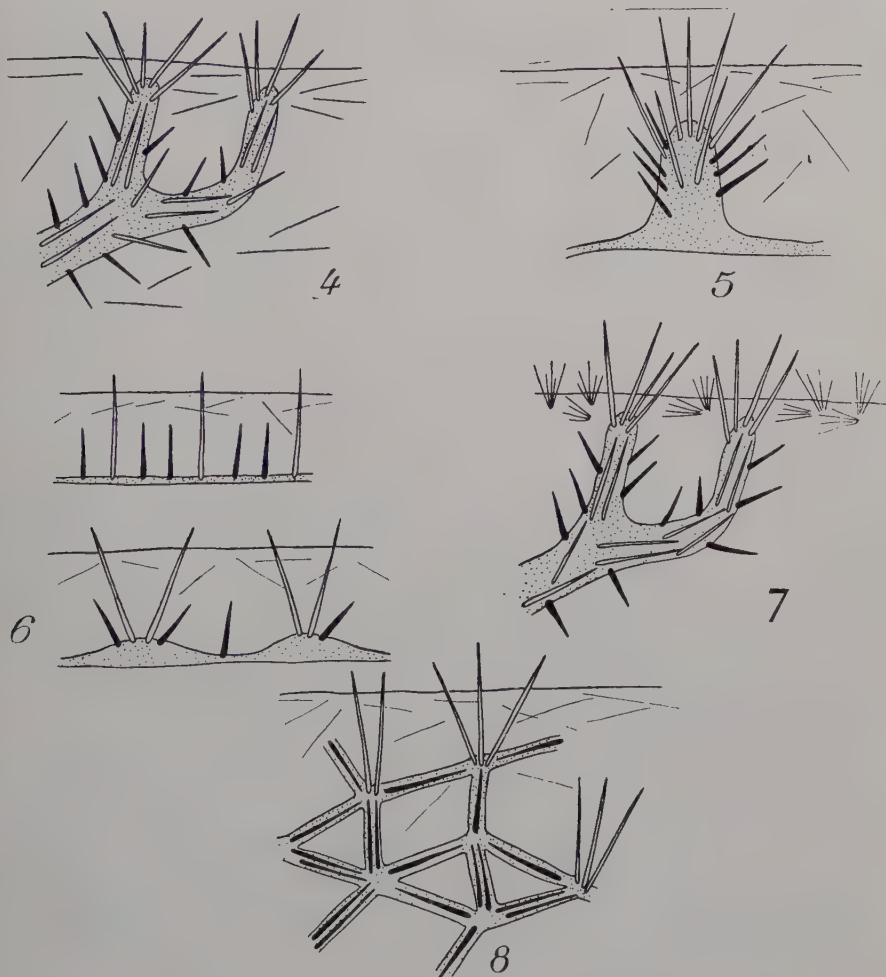


FIG. 4. — Charpente squelettique de *Clathria* Schmidt.

FIG. 5. — Charpente squelettique de *Microciona* Bowerbank.

FIG. 6. — Charpente squelettique : états leptoclathria et leptociona.

FIG. 7. — Charpente squelettique de *Rhaphidophlus* Ehlers.

FIG. 8. — Charpente squelettique d'*Antho* Gray = *Dictyoclathria* Tops.

ainsi que sur leur forme particulière. Or, beaucoup de malentendus proviennent du fait que ces microscières sont souvent très clairsemés et qu'il faut une étude minutieuse des préparations pour découvrir isochèles ou toxes dont certains ne dépassent pas $10\ \mu$ de long ou $1\ \mu$ d'épaisseur. On a presque toujours retrouvé les deux types de spicules

dans les échantillons types où l'une des catégories paraissait manquer et j'ai, récemment encore, découvert des isochèles dans le type de *Clathria toxistrecta* Topsent conservé au Muséum de Strasbourg. Il ne faut cependant pas en conclure que la présence simultanée d'isochèles et de toxes est obligatoire, mais il faut être extrêmement prudent dans ses déterminations ; on doit rechercher les microsclères, en se méfiant de l'introduction dans les préparations de spicules d'origine étrangère et cela vaut surtout pour les petites formes encroûtantes. Il faut redoubler de précaution avant de transférer certaines espèces, sans vérifications directes préalables dans des genres à spiculation réduite. Parmi ces genres figure avant tout *Ophlitaspongia* Bow. dont l'espèce type ne possède que des toxes, d'une manière indiscutable. Mais depuis 1874, quelques espèces sans microsclères et d'autres à isochèles y ont été incluses. Il se trouve cependant que Laubenfels (1936) a transféré à *Axociella* Hallmann, les deux seules espèces à isochèles : *O. confragosa* Hall 1912 et *O. eccentrica* Burton 1934. Autre genre sans isochèles, *Hymantho* Burton (1930, p. 502) est une *Leptoclathria* sans isochèles(?) et devrait comprendre à ce titre *C. toxistrecta* Topsent. Si pour des raisons de commodité, comme cela vaut pour d'autres familles d'éponges, on désire établir une classification générique parallèle à celle des Clathriidae à isochèles, ce qui me paraît complètement superflu, il faudrait alors reprendre le genre *Abila* Gray pour les *Microciona* sans isochèles, comme *M. laevis* Bow. des Shetland.

Parmi divers autres genres de Clathriidae qui intéressent la faune de nos côtes, pour des raisons de nomenclature, figure *Pseudanchinoe* Burton (1929) que de Laubenfels accepte pour diverses éponges soit disant analogues aux *Thalysias*, donc aux *Clathria*, sans isochèles et parmi lesquelles il fait figurer *C. assimilis* Topsent 1925 (= *Amphilectus armatus* Babic) et *C. toxitenus* Tops. 1925. Or, ces deux espèces possèdent des isochèles et aucun point de leur diagnose ne me paraît devoir justifier leur introduction dans le genre *Pseudanchinoe* Burton.

De Laubenfels (1936) a procédé à d'autres modifications taxinomiques, avec beaucoup d'hésitation d'ailleurs et qui me semblent tout à fait inutiles ; il inclut notamment *Eurypon acanthotoxa* Steph. et *Eurypon ditoxa* Stephens dans le genre *Dictyociona* Tops. bien proche de *Clathria* et place *Microciona spinarcus* Hope dans son nouveau genre *Ligota*. Tout au plus peut-on conserver comme nous le verrons ultérieurement le genre *Labacea* Laub. pour l'énigmatique éponge espagnole *C. oxeifera* Ferrer Hern.

A la suite de toutes les considérations qui précèdent, nous tenterons la classification des Clathriidae, actuellement connues sur le littoral et les fonds voisins de l'Europe occidentale et méridionale, en validant les genres suivants :

<i>Clathria</i> Schmidt	=	tropus	senta	Vosmaer (1933-35)
<i>Microciona</i> Bowerbank	=	»	tegens	»
<i>Rhaphidophylus</i> Ehlers	=	»	sipnosa	»
<i>Antho</i> Gray	=	»	renieroides	»
<i>Ophlitaspongia</i> Bowerbank	=	»	stylata	»
<i>Plocamilla</i> Topsent	=			
<i>Artemisina</i> Vosmaer	=			

Clé dichotomique des genres

- 1) Charpente squelettique organisée, hymedesmioïde, plumeuse ou réticulée 2
Charpente squelettique confuse *Artemisina* Vosm.
- 2) Charpente squelettique rénieroïde, réticulée 3
Charpente squelettique non rénieroïde 4
- 3) Avec acanthostyles accessoires *Plocamilla* Tops.
Sans acanthostyles accessoires *Antho* Gray
- 4) Charpente plumoréticulée 5
Charpente hymedesmioïde ou plumeuse *Microciona* Bow.
- 5) Avec squelette dermique organisé et acanthostyles accessoires généralement très courts *Rhaphidophlus* Ehlers
Sans squelette dermique organisé 6
- 6) Avec spicules principaux et accessoires différents .. *Clathria* O.S.
Une seule catégorie de spicules principaux et accessoires ; sans isochèles *Ophlitaspongia* Bow.

Genre **CLATHRIA** Schmidt 1862.

Eponges généralement dressées, parfois encroûtantes, dont le squelette plumoréticulé ou réticulé comporte une quantité notable de spongine. Les trois catégories de spicules sont bien représentées :

- Les principaux, styles, subtylostyles ou acanthostyles à spination variable, parfois réduite à quelques épines basales ;
- Les accessoires, hérissants, toujours acanthostyles, à spination parfois réduite et souvent localisés sur les petites fibres ;
- les auxiliaires, dermiques et interstitiels, styles ou subtylostyles grêles, de longueur variable, éventuellement groupés en petits faisceaux. Microsclères, isochèles palmés et toxes.

- 1) Sans toxes *C. anchorata* (Carter)
Avec toxes 2
- 2) Toxes inférieurs à 200 μ 3
Toxes supérieurs à 200 μ 4
- 3) Rameaux non lamellaires
grands isochèles *C. coralloides* (Oliv.)
Rameaux en partie lamellaires
petits chèles *C. compressa* O.S.
- 4) Non buissonnantes *C. toxistricta* Tops.
Dressées, pédonculées, lamellaires .. *C. cantabrica* (Orueta)

CLATHRIA CORALLOIDES (Oliv) Schmidt 1862 = *Halichondria corona* Lbk = *Ophlitaspongia c.*

Eponge buissonnante, orangée, corail ou brique, dont les rameaux cylindriques qui se disposent éventuellement en formation annulaire, sont un peu renflés aux extrémités et épais de 1 à 2 cm. Ils sont fréquemment anastomosés.

La surface est rugueuse et hispide ; la charpente se compose d'un réseau de spongine jaunâtre dont les fibres englobent les spicules principaux.

SPICULES :

Subtylostyles lisses, principaux, légèrement fusiformes et courbés : 200-500 μ /12-15 μ .

Acanthostyles accessoires à spination très réduite, généralement nulle de même forme que les spicules principaux, un peu plus trapus : 80-120 μ .

Subtylostyles auxiliaires, à base ovoïde, allongée avec quelques épines exceptionnelles : 200-550 μ /2-5 μ .

Isochèles palmés, assez abondants, de taille variable suivant les spécimens : 13-14 μ ; 16-20 μ ; les palettes sont assez écartées et les plus petits spicules relativement courbés.

Toxes à flexion centrale douce, à pointes lisses : 80-140 μ /1-2 μ .

DISTRIBUTION : Méditerranée Adriatique, Naples, Banyuls, etc...

CLATHRIA COMPRESSA Schmidt 1862

Eponge arbusculaire, dressée, d'une hauteur moyenne de 40-45 mm, pédonculée, à rameaux comprimés et lamellaires, notamment près de leur extrémité distale, fréquemment anastomosés, formant un ensemble de cavités à parois feuilletées. Couleur orangée, toujours grise ou brunâtre après conservation.

La charpente est plumoréticulée et se compose de fibres plurispiculées et unispiculées qui incorporent les styles principaux légèrement divergents.

SPICULES :

Subtylostyles principaux lisses, ou garnis de très fines épines à la base, un peu courbés, avec une base peu marquée : 130-450 μ /10-18 μ .

Acanthostyles accessoires, dont les épines aiguës sont souvent récurvées et sont plus abondantes dans la moitié apicale : 75-130 μ /7-9 μ .

Subtylostyles auxiliaires rectilignes, à tête lisse ou épineuse : 110-250 μ /4-6 μ .

Isochèles palmés, toujours grêles : 6-9 μ .

Toxes à flexion assez accusée et pointes garnies d'épines : 40-65 μ , 80-120-170 μ ; hauteur au centre de 15-35 μ .

DISTRIBUTION : Méditerranée (Adriatique, Naples, Banyuls, Algérie) et Atlantique (Sénégal).

CLATHRIA TOXISTRICATA Topsent 1925.

Eponge en plaque, rouge, d'un centimètre d'épaisseur environ, à charpente réticulée de fibres plurispiculées et secondaires unispiculées.

SPICULES :

Acanthostyles principaux, un peu courbés, souvent lisses, à base à peine marquée : $145-245 \mu/6-10 \mu$.

Acanthostyles accessoires, coniques et rectilignes à petites épines plus abondantes dans la moitié distale : $80-115 \mu/6 \mu$.

Substylostrongyles auxiliaires, un peu courbés, lisses, peu nombreux : $210-250 \mu/1,5-2 \mu$.

Isochèles palmés, peu nombreux.

Toxes de taille assez uniforme : $340-400 \mu/1 \mu$, rarement plus courts : $110-220 \mu$, à flexion centrale très réduite.

DISTRIBUTION : Naples (sur *Microcosmus*.)

CLATHRIA CANTABRICA Orueta) 1901 = *Rhaphidophylus filifer*, var. *cantabrica*.

Eponge lamellaire de 2 à 5 mm d'épaisseur, irrégulièrement ramifiée et plus ou moins en cornet, pédonculée, haute de 5 à 6 cm ; de couleur grise ; compressible et élastique, à surface rugueuse, et sans orifices visibles.

Le squelette se compose de colonnettes longitudinales qui s'élèvent à partir du pédoncule, réunies par des liaisons transverses. L'éponge rappelle *Clathria laciniosa* (Bowerbank) des Shetland. Les colonnes fibreuses se terminent à la surface par des bouquets de styles lisses et se composent de fibres primaires contenant 6 à 8 spicules et de secondaires à 1 ou 2 spicules.

SPICULES :

Styles principaux lisses, à courbure douce ou brusque : $317 \mu/12 \mu$. Ces styles des fibres forment également les bouquets superficiels.

Acanthostyles accessoires, un peu courbés, couverts d'épines courtes assez rares, surtout présents sur les fibres secondaires : $106 \mu/8 \mu$.

Tylostyles auxiliaires, rectilignes, rares « associés aux spicules principaux dans les fibres primaires » : $255 \mu/4 \mu$.

Isochèles palmés, très abondants aux nœuds du réseau : 17μ .

Toxes très développés, à flexion centrale très accusée : $455 \mu/2 \mu$. Ils s'associent aux styles lisses dans les fibres primaires.

DISTRIBUTION : Atlantique, entre Luanco et Rivadesella, Espagne, par 200 à 400m.

CLATHRIA ANCHORATA (Carter 1876) = *Microciona plana* Carter = *Dictyocylindrus anchoratus* Carter = *Clathria longichela* Topsent

La position générique de cette éponge assez molle, peu épaisse (5-7 mm) est fort discutable, car les remarques de Stephens et de Topsent qui concordent sur bien des points indiquent la présence d'une sorte de réseau de grands styles ou de colonnes d'acanthostyles principaux, hérissées de place en place d'acanthostyles accessoires. La

spongine y est rare, surtout fréquente à la base des spicules « aux angles du réseau » (Stephens) ou « jette des ponts entre les colonnes » (Topsent).

SPICULES :

Acanthostyles principaux un peu courbés dans la région basale, généralement lisses, sans base épaissie, elle-même lisse ou garnie de quelques épines obtuses : 665-950 μ /15-27 μ .

Acanthostyles accessoires, entièrement épineux, assez longs, à nombreuses petites épines acérées et base épaissie : 170-420 μ /6-12 μ .

Subtylostyles auxiliaires, de grande taille, à tige rectiligne ou très peu courbée : 350-410 μ /2-10 μ .

Isochèles palmés, nombreux, à tige assez courbée et palettes terminales assez pâles : 26-30 μ .

Pas de toxes.

Ces spécimens de profondeur qui sont peut-être des *Microciona* s'apparentent à *Microciona macrochela* n.sp.

DISTRIBUTION : Atlantique, entrée de la Manche, sur *Lophohelia* : 500 brasses ; Cap St-Vincent sur pierre : 374 brasses ; W. Irlande, sur pierre et *Sidonops atlantica* : 388-728 brasses ; Islande : 457 m.

Genre **OPLITASPONGIA** Bowerbank 1866.

Clathriidae, dont le squelette consiste en un réseau très développé de fibres cornées, qui englobent en tout ou, plus généralement, en faible partie, des spicules monactines lisses, normalement divergents quasi hérissants, dont on ne peut reconnaître qu'une seule catégorie ; les principaux et accessoires se trouvent confondus ; pas d'isochèles palmés.

OPLITASPONGIA SERIATA (Grant 1826) = *O. papilla* Bow.

= *Spongia* s., *Halichondria* s., *Chalina* s., *Haliclona* s., *Clathria* s., *Seriatula* s., *Desmacidon* s., *Desmacodes* s., *Echinoclathria* s. ;

Eponge revêtante de couleur rouge, formant des plaques parfois étendues, de 2-3 mm d'épaisseur, à surface égale et finement rugueuse, percée de nombreux oscules circulaires, parfois surélevés au sommet de mamelons coniques et régulièrement espacés. Consistance ferme et élastique. Squelette composé d'un puissant réseau de fibres de spongine, larges de μ , qu'hérissent, à angle variable, des mégasclères lisses.

SPICULES (fig. 9) :

Styles principaux ou accessoires, lisses, fusiformes, un peu courbés à constriction subbasale et pointe brève ; les plus petits généralement rectilignes : 60-130 μ /5-11 μ .

Subtylostyles auxiliaires, courts, peu nombreux, courbés ou parfois flexueux : 100-130 μ /2 μ .

Toxes courts, à flexion large et extrémités lisses, parfois récurvées : $10-130\ \mu/1-5\ \mu$.

DISTRIBUTION : Atlantique, Manche, zone intercotidale et sous le O.

Genre **RHAPHIDOPHUS** Ehlers 1870.

Clathriidae à squelette de *Clathria* limité par un ectosome différencié soutenu par un squelette dermique organisé, composé de monactines en touffes ou palissades plus ou moins dressées.

RHAPHIDOPHUS JOLICÆURI Topsent 1892.

Eponge revêtante très finement hispide, rouge vif, en croûtes assez épaisses, étendues ; choanosome pigmenté ; tissu fibrillaire abondant. Pas d'oscles visibles. L'ectosome qui contient les spicules dermiques dressés est aisément détachable.

La consistance est peu ferme ; l'éponge est soutenue par des fibres de spongine peu résistantes ; la charpente hymedesmioïde en fait une *Rhaphidophus* aberrante ; il serait nécessaire de créer un genre homologue de *Microciona* pour les formes encroûtantes à charpente dermique organisée.

SPICULES :

Styles principaux lisses, enveloppés de spongine, courbés, robustes à pointe brève, inégaux : $200/10-440/20\ \mu$.

Acanthostyles accessoires, rectilignes, coniques, à base renflée dont les épines sont concentrées près de la base et dans la 1/2 distale ; col et pointe lisse : $45-65\ \mu/4-6\ \mu$.

Subtylostyles auxiliaires, effilés, à base peu renflée, parfois couverte de fines épines : $185-385\ \mu/2-5\ \mu$, disposés en touffes compactes et dressées dans l'ectosome.

Isochèles palmés grêles : $12-15\ \mu$, nombreux.

Toxes très abondants : $11-340\ \mu/0-1\ \mu$, les plus petits sont tricurvés, avec flexion profonde, les plus grands ont une flexion atténuée, de plus en plus.

DISTRIBUTION : Banyuls, Naples, Monaco, Atlantique (Dakar).

Genre **MICROCIONA** Bowerbank 1862.

Eponges généralement encroûtantes et de peu d'épaisseur, dont le squelette se compose d'une lame basale de spongine qui englobe la base des spicules principaux et accessoires ou qui s'élève par endroits en ébauches plus ou moins développées de colonnettes de spongine hérissées de spicules des deux catégories. Mégasclères auxiliaires monactines à base lisse ou épineuse et microsclères isochèles palmés et toxes.

Un grand nombre d'espèces ont été décrites sous les noms de genre : *Clathria* Schm. et *Leptoclathria* Tops.

Genre MICROCIONA Bowerbank.**A) TOXES LONGS ET GRÊLES A PETITE FLEXION MÉDIANE**

1) 2 catégories de toxes

- a) courts et trapus, longs et grêles. *M. ditoxa* Stephens
 b) courts et grêles à flexion large ;
 longs et grêles, à flexion brève
 x) toxes $< 500 \mu$ *M. strepsitoxa* C. et H.
 xx) toxes $> 500 \mu$ *M. toximajor* Topsent

2) une seule catégorie de toxes

- a) Acanthostyles principaux
 $> 1\,000 \mu$ *M. tenuissima* Stephens
 b) Acanthostyles principaux
 $< 1\,000 \mu$ *M. toxitenuis* Tops.

B) TOXES COURTS SANS ÉPINES DISTALES, généralement $< 200 \mu$ 1) Toxes $< 100 \mu$

- a) subtylostyles ectosomiques ;
 isochèles typiques *M. duplex* Sara
 b) subtylostyles ectosomiques ;
 isochèles à tige arquée *M. chelifera* n.sp.
 c) subtylostrongyles ectosomiques ;
 isochèles typiques *M. haplotoxa* Topsent

2) Toxes $> 100 \mu$

- a) isochèles $> 25 \mu$ *M. macrochela* n.sp.
 b) isochèles $< 25 \mu$
 1) isochèles à tige arquée et
 dents contiguës *M. cleistochela* Topsent
 2) isochèles typiques
 x) acanthostyles accessoires
 semblable aux ac. I *M. atrasanguinea* Bow.
 xx) acanthostyles accessoires
 et principaux différents.
 o) isochèles $> 14 \mu$, à
 tige courte *M. armata* Bow.
 oo) isochèles $< 14 \mu$ à
 tige longue *M. gradalis* Topsent

C) TOXES A EXTRÉMITÉS ÉPINEUSES

- 1) isochèles $> 15 \mu$ *M. acanthotoxa* Stephens
 2) isochèles $> 9 \mu$ *M. spinarcus* Hope
 9μ *M. assimilis* Topsent

MICROCIONA DITOXIA Stephens = *Eurypon* d. 1916 et 1921, p. 51,
 pl. V.

Eponge encroûtante, très fine, faiblement hispide à l'état leptoclathria.

SPICULES :

Acanthostyles principaux, plus courbes, à base épineuse, 300-600 μ /20 μ .

Acanthostyles accessoires, entièrement épineux, avec épines récurvées : 125-200 μ /10 μ .

Styles auxiliaires à tête finement épineuse 400-500 μ /5 μ en faisceaux obliques.

Isochèles palmés : 15 μ .

Toxes de deux sortes, *a*) à courbure large et régulière et pointes récurvées : 80-130 μ /2,5 μ ; *b*) à flexion médiane accusée et bras longs et grêles jusqu'à 800 μ .

Microsclères très nombreux.

DISTRIBUTION : Atlantique ; W. Irlande, sur *Retepora* par 388 brasses.

MICROCIONA STREPSITOA Hope 1889.

Eponge encroûtante, dépassant éventuellement 1 mm d'épaisseur ; rouge, à l'état leptoclathria, leptociona ou microciona. Colonnes de spicules divergents ; les plus longs, vers le sommet des colonnes.

SPICULES (fig. 10) :

Acanthostyles 1 généralement courbés, à base couverte d'épines obtuses, ou de tubercules : 350-700 μ /5-7 μ .

Acanthostyles 2, rectilignes ou légèrement courbés, entièrement épineux : 70-200 μ /4-6 μ .

Subtylostyles auxiliaires, lisses à base épineuse ou rugueuse : 150-500 μ /2,5 μ .

Isochèles palmés 14-20 μ , en Atlantique ; 11-15 μ en Méditerranée.

Toxes a) à flexion médiane très brève : 200-460 μ ; *b*) toxes à flexion plus large : 91-143 μ (Hope) ; 40-54 μ (Topsent), en Atlantique, épineuses.

DISTRIBUTION : Manche, Atlantique, Méditerranée ; littorale, sur *Pecten*, *Chlamys*, pierres, etc.

MICROCIONA TOXIMAJOR Topsent = *Clathria* t. 1925, p. 658.

Eponge encroûtante, mince, rouge, visqueuse à l'état leptoclathria ou leptociona.

SPICULES :

Acanthostyles principaux à base peu renflée, couverte de bosselures et tige lisse et courbée : 280-700 μ /10-15 μ .

Acanthostyles accessoires rectilignes et coniques à base peu renflée et tige couverte de fines épines surtout dans la portion distale : 90-135 μ /6-7 μ .

Subtylostyles à base souvent grosse, ornée d'épines solitaires : 245-400 μ /2,8-7 μ .

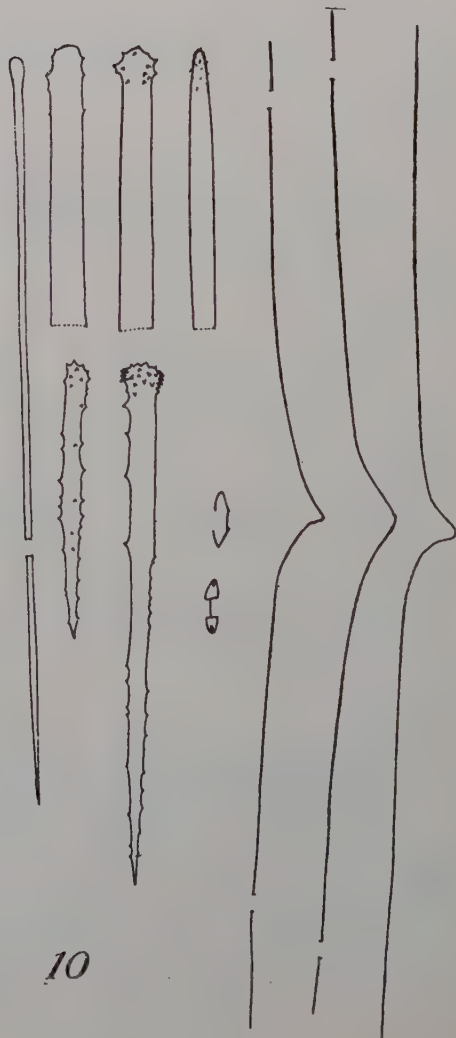
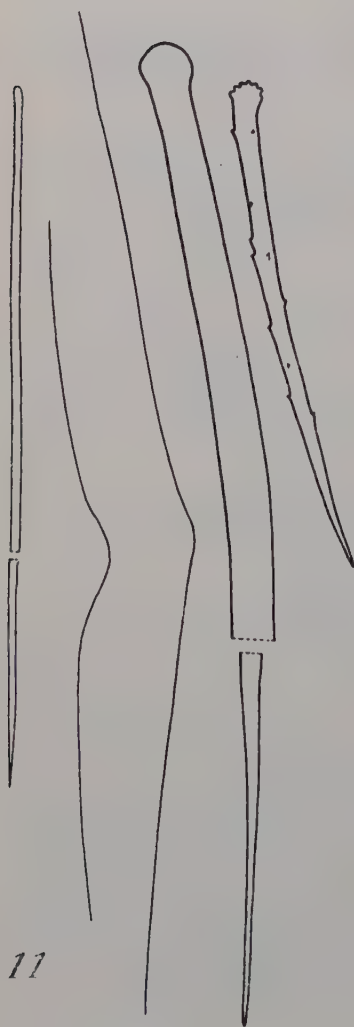
Isochèles palmés : 17-20 μ à palettes de 4-5 μ de large.



FIG. 9. — Spicules d'*Ophlitaspongia seriata*
Bow., Roscoff.

FIG. 10. — Spicules de
Microciona strepsitoxa Hope, Arzew (P.L.D.).

FIG. 11. — Spicules de
Microciona toxitenuis Topsent, Marseille.



Toxes de deux types : a) très fins, à flexion large ouverte : 40-70 μ ;
b) à flexion centrale très courte et bras rectilignes : 300-900 μ /1-3 μ .

DISTRIBUTION : Naples, sur *Aporrhais* et sur *Pinna* (Vosmaer).

MICROCIONA TENUISSIMA Stephens 1916 et 1921 = *Eurypon t.*

Eponge encroûtante, très fine, à l'état leptoclathria.

SPICULES :

Acanthostyles principaux un peu courbés, à base couverte d'épines obtuses et tige lisse : 500-1 500 μ /21 μ .

D'autres plus petits ont une tige plus épineuse : 300-600 μ .

Acanthostyles accessoires avec épines récurvées, entièrement épineux, presque rectilignes : 120-140 μ /15 μ .

Styles auxiliaires à tête finement épineuse : 450-700 μ /6 μ .

Isochèles palmés : 20 μ .

Toxes très grêles à flexion brusque et courte, fasciculés, jusqu'à 550 μ .

DISTRIBUTION : W. Irlande par 388 et 468 brasses.

MICROCIONA TOXITENUIS Topsent 1925 = *C. toxitenuis*.

Eponge encroûtante, mince, orangé vif, à l'état leptoclathria ou leptociona.

SPICULES (fig. 11) :

Acanthostyles principaux, à base très peu renflée, garnie d'épines diffuses : 300-700 μ /9-17 μ (170-408 μ /11-12 μ , Sara 1958).

Acanthostyles accessoires épineux sauf dans le tiers proximal : 100-150 μ /6-10 μ (51-173 μ /4-7 μ).

Subtylostyles auxiliaires rectilignes à base renflée et souvent épineuse : 150-500 μ /2,5-5 μ (177-241 μ /3 μ).

Isochèles palmés : très rares : 13-15 μ (14 μ).

Toxes assez nombreux, isolés, à flexion médiane brève, mais régulière, très fins, quelques-uns très petits, rares ($\div$) : 100-420 μ /0,5 μ .

DISTRIBUTION : Naples, Marseille.

Remarque : Les 4 espèces précédentes, *toximajor*, *tenuissima*, *strepsitoxa* et *toxitenuis* sont extrêmement voisines et diffèrent par des caractères minimes et seul l'examen de nouveaux échantillons permettra de juger de leur validité spécifique réelle.

MICROCIONA DUPLEX Sara 1958 = *C. duplex*.

Eponge encroûtante, rouge écarlate.

SPICULES :

Acanthostyles principaux entièrement lisses ou avec rudiments d'épines à la base, un peu large dans le tiers proximal : 144-476 μ /5-14 μ .

Acanthostyles accessoires un peu courbés, épines peu nombreuses, dispersées : 136-144 μ /7-8 μ .

Isochèles palmés, très rares : 14-15 μ .

Toxes très abondants, courts, à flexion médiane douce : 43-58 μ /1-2 μ .

DISTRIBUTION : Naples, parois de grottes.

MICROCIONA CHELIFERA n.sp.

Eponge encroûtante, très fine et fortement hispide ; à l'état microciona, avec colonnes courtes. Couleur rouge.

SPICULES (fig. 12) :

Acanthostyles principaux à long rhabde lisse courbé dans le tiers proximal et dont la tête arrondie est lisse ou couverte de fines épines pointues qui peuvent se concentrer sur la calotte terminale : 250-1 200 μ /14-20 μ .

Acanthostyles accessoires courbés entièrement recouverts de petites épines abondantes, plus clairsemées dans le tiers proximal : 100-175 μ /6 μ .

Subtylostyles rectilignes assez grêles souvent à l'état de styles sans épines visibles à la base 275-650 μ /1-5 μ .

Isochèles palmés, nombreux de taille variable, entre 13-17 μ , à tige courbée en forme d'anse ou de poignée et larges palettes presque concrescentes dont les palmures se touchent et paraissent remplir l'espace limité par les dents.

Toxes assez nombreux, courts, lisses, à flexion médiane normale et extrémités très légèrement récurvées : 20-80 μ /1-1,5 μ .

Par ses isochèles de type cleistochèle, cette espèce se rapproche de *Microciona cleistochela* T. dont elle se distingue entre autres caractères par la taille et la forme des acanthostyles.

LOCALITÉ : Détroit sicilo-tunisien (Calypso st. 514).

MICROCIONA HAPLOTOXA Topsent 1928 cf. 1934, p. 24.

Eponge encroûtante, à l'état leptoclathria et microciona.

SPICULES :

Acanthostyles principaux et accessoires, ornés d'épines très faibles à base peu marquée chez les plus grands, entremêlés dans les colonnes : 95-275 μ /3-7 μ .

Subtylostrongyles auxiliaires, rectilignes : 205-220 μ /2-3 μ , avec épines à la base et exceptionnellement à l'autre extrémité.

Isochèles palmés assez nombreux 12-14 μ , palettes de 3 μ .

Toxes lisses et fins : 30-35 μ et parfois 50 et même 70 μ .

DISTRIBUTION : Porto Santo (Madère) ; la Skira, golfe de Gabès.

MICROCIONA MACROCHELA n.sp.

Eponge encroûtante, extrêmement fine, à l'état leptoclathria.

SPICULES (fig. 13) :

Acanthostyles principaux à tige lisse et légèrement courbée, la tête est couverte d'épines à large base, exceptionnellement aiguës et le plus souvent obtuses et empâtées : 250-450 μ .

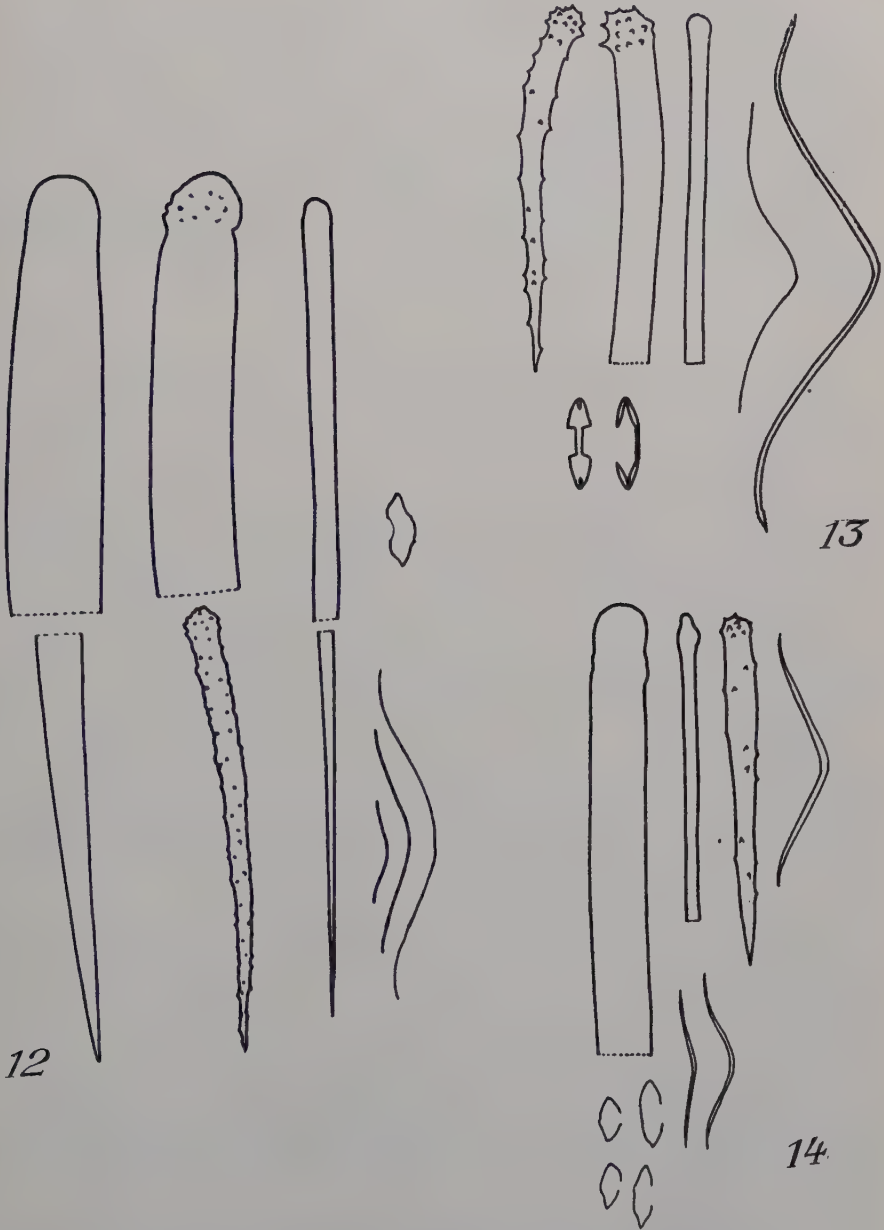


FIG. 12. — Spicules de *Microciona chelifera* n.sp.

FIG. 13. — Spicules de *Microciona macrochela* n.sp., Rade de Brest.

FIG. 14. — Spicules de *Microciona cleistochela* Topsent, Banyuls.

Acanthostyles accessoires entièrement épineux, courbés à la base, dont la tête est couverte d'épines cylindriques terminées en bouton d'un type assez fréquent chez les leptoclathria ; les épines de la tige sont normales, acérées, plus rares dans le tiers proximal : 95-130 μ .

Subtylostyles auxiliaires, dont la tête est lisse ou porte quelques épines rudimentaires : 200-325 μ .

Isochèles palmés nombreux : 30 μ , à tige droite, 5-7 μ et longues palettes : 11-12 μ .

Toxes, les plus grands à flexion profonde ont des extrémités très légèrement rugueuses : 75-175 μ .

LOCALITÉ : Roscoff, par 50 m sur agglomérat calcaire.

Cette espèce se distingue des *Clathria anchorata* (Carter) *Clathria longichela* Topsent et *Microciona plana* Carter, trois espèces à isochèles de même taille, par la présence de toxes et par les dimensions de ses autres spicules.

MICROCIONA CLEISTOCHELA Topsent 1925.

Eponge encroûtante, rouge carmin, très fine, hispide, à l'état leptociona.

SPICULES (fig. 14) :

Acanthostyles principaux tout à fait lisses, à construction basale très faible, suivie d'une dilatation de la tige, de longueur variable ; les plus petits portent 2-4 épines inégalement réparties de part et d'autre de la constriction basilaire : 190-300 μ et 475-570 μ 17-18 μ .

Acanthostyles accessoires grêles à tête ovoïde ; tout le spicule est garni de très fines épines pointues ou obtuses 100-150 μ .

Subtylostyles auxiliaires puissants, subrectilignes à tête lisse : 175-500 μ /2-5 μ .

Isochèles palmés de deux types, les uns normaux : 19 μ , à tige courte, 3-4 μ et palettes développées ; les autres, plus courts : 11-12 μ , très larges, à tige presque nulle et forte arcure des dents, de telle sorte que les deux palettes sont presque contiguës ; il ne paraît pas exister d'intermédiaires entre les deux types d'isochèles, mais il est possible que certains échantillons en possèdent.

Toxes généralement courts : 45-75 μ , atteignent parfois 100-120 μ /1-4 μ .

DISTRIBUTION : Naples, Banyuls (Troc.).

MICROCIONA ATRASANGUINEA Bowerbank 1862, 1866.

Eponge encroûtante, mince, en plaque souvent très étendue, à surface rugueuse, hispide, souvent crevassée, de couleur rouge vif, vermillon ou brunâtre.

SPICULES (fig. 15) :

Acanthostyles principaux courbés, lisses, à tête arrondie, avec rudiment d'épines latérales ou garniture de très fines épines terminales : 110-375 μ .

Acanthostyles accessoires entièrement épineux, légèrement courbés ou rectilignes avec une quantité assez restreinte d'épines, très petites et obtuses souvent près de la base : 70-100 μ .

Subtylostyles auxiliaires rectilignes lisses ou à base très légèrement épineuse : 200-300 μ .

Isochèles palmés typiques : 13-15 μ , à tige.

Toxes nombreux à large courbure médiane et extrémités lisses, très rarement récurvées : 40-175 μ .

Remarque : Le dessin de l'holotype donné par Burton (1937) semblerait indiquer que les deux catégories d'acanthostyles sont nettement distinctes. Je n'ai jamais observé de spiculation comparable dans les éponges intercotidales qui correspondent sans aucun doute à *M. atrasanguinea* Bow.

DISTRIBUTION : Manche, Atlantique, littorale, zone intercotidale, estuaires, biotopes aérés, agités, eau courante.

MICROCIONA ARMATA Bowerbank 1862, 1866.

L'identification de *M. atrasanguinea* est aisée en raison de sa localisation et de sa diagnose originale assez précise ; il n'en est pas de même de *Microciona armata* Bow., dont la diagnose est beaucoup plus évasive. L'histoire de cette espèce, encroûtante, peu épaisse, de couleur rouge orangé, à l'état leptociona ou microciona, est d'ailleurs assez complexe. Citée souvent sans observations particulières ni figures, elle recouvre à coup sûr plusieurs espèces différentes. De la diagnose de Bowerbank, nous retiendrons l'aspect des acanthostyles accessoires, à fortes épines récurvées, la forme des toxes abondants en V, à flexion centrale presque semi-circulaire dont les extrémités sont longues et très légèrement courbées, et la taille minuscule des isochèles qui serait, d'après les figures 21-22 de la planche XXIII, de l'ordre de 7 μ seulement. Carter et Hope décrivent l'espèce d'après les échantillons de la grève de Sidmouth (Devon) (où elle est rare, sur les rochers). Ils montrent que le caractère essentiel de *M. armata* réside dans la forme et la structure des spicules accessoires qui sont des acanthostyles courbés à fortes épines récurvées, surtout abondantes dans la moitié distale. Les isochèles y varient entre 13 μ et 17 μ et même entre 13 μ et 23 μ . Les toxes ont leurs extrémités lisses.

La variabilité des isochèles entre 7 μ et 23 μ , paraît absolument impossible et serait le seul exemple connu d'une telle marge de variation non géographique. Mais ce n'est pas tout : en examinant le *type* de *Microciona armata* Bow. (MN 146), Vosmaer (1935, p. 666) y trouve des isochèles de 20 μ à 28 μ , ce qui étend de 7 μ à 28 μ , la variabilité de ces spicules. Il n'est donc pas douteux que des erreurs successives sont intervenues dans ces déterminations de *M. armata* Bow., ce qui ne facilite pas la solution du problème que Topsent vient encore compliquer (1888) en notant la présence de toxes à extrémités épineuses dans des spécimens qui sont probablement des *M. spinarcus*.

Beaucoup de formes de *Microciona* possèdent des acanthostyles accessoires nettement distincts des principaux ; les accessoires restent entièrement épineux alors que les principaux ont la tige lisse et la tête couverte d'épines acérées, cylindriques ou obtuses. Si les méga-

sclères principaux de *M. atrasanguinea* Bow. ont une tige renflée au-delà de la constriction basale, les mégasclères des *Microciona* de type *armata* ont en général des acanthostyles principaux à tiges régulières

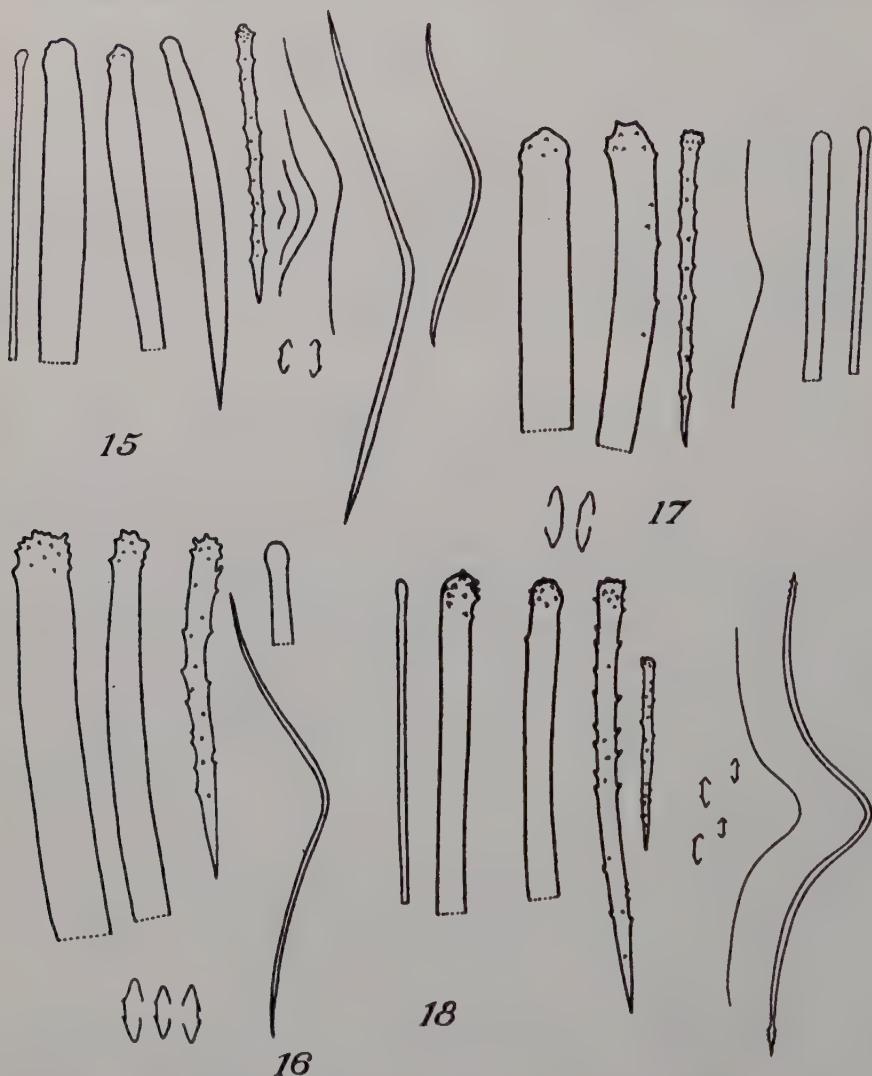


FIG. 15. — Spicules de *Microciona atrasanguinea* Bowerbank, Roscoff.

FIG. 16. — Spicules de *Microciona armata* Bowerbank, Roscoff.

FIG. 17. — Spicules de *Microciona armata*, Bowerbank, Roscoff.

FIG. 18. — Spicules de *Microciona spinarcus* Cart. et Hope, Brest.

ment épaissies jusqu'à la base tyloïde, armée d'épines fortes, en crochets, cylindroïdes, ou obtuses. Les acanthostyles accessoires bien courbés dans le tiers proximal ont des épines distales fortes et récurvées. Les subtylostyles auxiliaires sont disposés en nombreux faisceaux dermiques et disposés entre les colonnes.

Les isochètes palmés ont une certaine variabilité mais je n'en ai jamais découverts qui soient inférieurs à 15 μ . Leurs palettes sont toujours développées et la tige est courte. En ce qui concerne les toxes, assez abondants, il peut arriver que les plus grands aient parfois les extrémités rugueuses ou très légèrement épineuses (fig. 16-17).

	A1	A2	s	i	t
Roscoff	200-600	90-120	230-375	20	120-150
	160-650	130-150	150-300	18-21	65-210
	350-650	100-175	300-375	15	45-190
	230-550	90-110	180-230	17	90
Sidmouth	530-627/20	160-200	312-428	13-17,23	22-190
Bow.	210-780	100	350	7	100

MICROCIONA GRADALIS (Topsent) 1925.

Eponge encroûtante, rouge, de l'état leptoclathria à l'état microciona.

SPICULES :

Acanthostyles principaux inégaux, courbés à la base avec tête garnie d'épines rares et courtes, jusqu'à 700 μ /8-20 μ .

Acanthostyles accessoires, courbés, à base bien renflée, épines fortes et récurvées, sauf dans le 1/3 proximal 65-200 μ /5-6 μ .

Subtylostyles auxiliaires lisses, rectilignes à tête éventuellement épineuses, jusqu'à 100-500 μ /2-4 μ .

Isochètes palmés peu nombreux : 11-14 μ à dents courtes et tige peu courbée.

Toxes nombreux à flexion médiane profonde, lisses, généralement 90-100 μ et jusqu'à 120-150 μ et même 200 μ /1,5-2,5 μ .

DISTRIBUTION : Méditerranée, Bassin occidental, sur *Cellepora*, *Lithothamnium*, parois de grottes, etc...

MICROCIONA ACANTHOTOXA Stephens 1916 et 1921.

Eponge encroûtante, fine, à l'état leptoclathria.

SPICULES :

Acanthostyles principaux, peu courbés, à tige lisse et base couverte d'épines obtuses 500-900 μ .

Acanthostyles accessoires courbes, avec épines obtuses à la base et épines récurvées dans la moitié distale : 60-300 μ .

Subtylostyles auxiliaires, rectilignes à tête garnie de fines épines : 500-750 μ /8 μ .

Isochètes palmés abondants à tige longue : 19 μ .

Toxes nombreux à flexion centrale assez accusée et pointes garnies d'épines de taille très variable, certaines très petites, d'autres atteignent : 350 μ /3 μ .

DISTRIBUTION : W Irlande, sur corail mort par 500 brasses ; Ile de Man (sublittorale) ; Islande 83-230 m.

MICROCIONA SPINARCUS Carter et Hope 1889.

Eponge encroûtante, fine, de l'état leptochlathria à l'état microciona.

SPICULES (fig. 18) :

Acanthostyles principaux faiblement courbés, à base peu marquée couverte de tubercules ou d'épines obtuses $340-480 \mu/9 \mu$; $130-380 \mu$.

Acanthostyles accessoires entièrement épineux, avec épines épar-
ses : $80-204 \mu/7,5 \mu$; $70-150 \mu$.

Subtylostyles auxiliaires lisses : $220-308 \mu/3,5 \mu$; $170-210 \mu$.

Isochèles palmés assez rares : $8-12 \mu$ ($10,5 \mu$) ; $9-10 \mu$.

Toxes très grêles avec extrémités épineuses de $48-290 \mu/2,5 \mu$; $25-35 \mu$ jusqu'à 210μ .

DISTRIBUTION : Manche, Atlantique (Rade de Brest, Asturies).

MICROCIONA ASSIMILIS (Topsent) 1925.

= *Amphilectus armatus* (Bow.) Babic 1921 = *Clathria compressa* O.S. Topsent 1925.

Très proche de *M. spinarcus* (Hope), *M. assimilis* s'en distingue par la taille exiguë de ses isochèles palmés ; on pourrait la considérer comme une forme encroûtante de *Clathria compressa* O.S. Elle se présente à l'état leptoclathria ou microciona, rouge vif.

SPICULES :

Acanthostyles principaux, à base épineuse, un peu courbés : $150-350 \mu/12-15 \mu$.

Acanthostyles accessoires, entièrement épineux : $100-130 \mu$.

Subtylostyles auxiliaires plus ou moins fasciculés, à base lisse : $150-300 \mu/2-3 \mu$.

Isochèles palmés : $5-9 \mu$.

Toxes aux extrémités épineuses : $100-300 \mu/1,5-2 \mu$.

DISTRUBUTION : Adriatique, Naples, Cap d'Ail, Marseille.

Genre ANTHO Gray 1867 = *Dictyoclathria* Topsent 1920

Clathriidae, à charpente réticulée renieroïde, composée d'acanthostyles unis par de la spongine en quantité variable. Des nœuds de ce réseau s'élèvent isolément ou en bouquets, des styles principaux. Subtylostyles ou styles dermiques et microscières : isochèles palmés et toxes.

ANTHO INVOLVENS Schmidt 1864

= *Clathria morisca* Schmidt 1868, *Dictyoclathria morisca* = *Isodictya beani* Bowerbank 1866 = *Artemisina mediterranea* Babic 1921 = *Myxilla bangulensis* Topsent 1892.

Cette éponge, très commune en Atlantique et en Méditerranée s'y présente sous deux aspects : encroûtant et dressé. A l'état encroûtant,

il s'agit de plaques souvent étendues ou de coussinets peu épais de couleur rouge, rouge orangé, orangé, qui se détachent assez aisément du substrat. Dressée, cette espèce constitue des buissons dont les branches ont des ramifications dichotomes et sont aplaties ou cylindriques. Les faisceaux de spicules hérissants rendent la surface rugueuse.

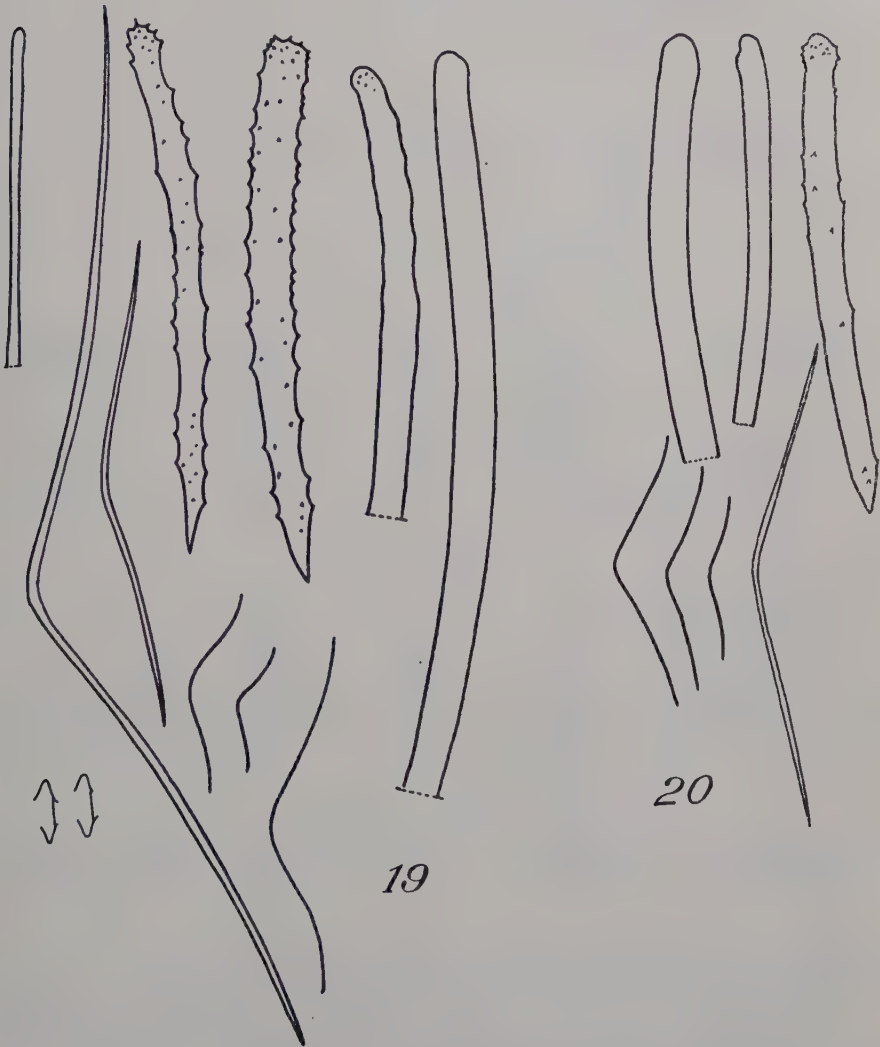


FIG. 19. — Spicules d'*Antho involvens* Schmidt, Roscoff.
FIG. 20. — Spicules d'*Antho involvens* Schmidt, Marseille.

Le squelette, très typique, consiste en un réseau à mailles triangulaires ou quadrangulaires d'acanthostyles entièrement épineux, parfois acanthostromgyles, hérissées de spicules principaux de type lisse. La quantité de spongine varie notablement suivant qu'il s'agit des spécimens encroûtants ou dressés. Les formes encroûtantes ont un nombre généralement très restreint d'isochèles qui sont parfois même

introuvables et les acanthostyles principaux y sont plus courts que dans les formes dressées où les isochèles sont nombreux. Les acanthostyles du réseau ont une épaisseur et une ornementation variable et leur extrémité distale s'abrège fréquemment avec persistance d'une très fine pointe. Les toxes sont de taille très inégale, toujours abondants ; les plus petits ont une flexion centrale courte et profonde et les plus grands ont leurs extrémités épineuses chez les formes dressées et plus généralement lisses chez les formes encroûtantes (fig. 19, 20, 21).

Voici à titre d'indication les mesures des spicules de divers échantillons encroûtants et dressés atlantiques et méditerranéens :

	Ac. principaux	Ac. réticulés	st. aux.	i.	t.
Formes encroûtantes					
<i>Isodictya beani</i>	200	120	130	+	100
Roscoff	212-256	158-164	232-268		34-132
	150-400	140-150	225-350	18	25-145
	175-550	125-150	140-325	17	25-175
Marseille	175-400	130-140	200-320		25-210
	180-440	125-130	160-175	14	25-110
Naples 1126 Vosm.	185-360	140	240-280	14	50-160
» 970	+	56-160	+	?	40-220
» GV 219	180-350	170	180-350	+	100-170
<i>A. mediterranea</i> Bab.	185-721	107-174	185-430	13-21	26-181
Formes dressées					
<i>M. involvens</i> type GM	195-400	130-165	170-440		95-260
113 Vosm.					
<i>R. frondiculata</i>	250-520	175-220	160-495	16	+
<i>Myx. bangulensis</i> Tops	570	150	300	20	170
<i>Cl. morisca</i> Schm. ..	280-540	150-200	430	18-23	170
<i>Cl. morisca vicina</i> ..	525	140-160	275-425	16	30-150
Naples GV 270 ..	240-570	175-240	100-425	23	120-135
» 1192	210-530	160-205	240-385	20	20-195
» GV 213 ..	210-540	160-180	330-360	22	40-140
Algérie	175-400	120-170	240-330	16	40-250
Variété <i>inconstans</i> encroûtante					
Naples	190-340	130-150	230-290	16-20	50-200
Quiberon	180-425	110-150	220-320	15	60-180

ANTHO INVOLVENS var. *INCONSTANS* Topsent 1925

= *Plocamia inconstans*. Tops., récoltée à Naples, se distingue d'*Antho involvens* Schm. par des détails si minimes qu'il me paraît plus logique d'en faire une variété de cette espèce. Encroûtante, elle est soutenue par une charpente réticulée d'acanthostrongyles, dont beaucoup sont encore à l'état d'acanthostyles ; leur extrémité distale très raccourcie se termine en pointe obtuse garnie de fines épines. Les toxes les plus grands ont leurs extrémités lisses. Topsent (1925, p. 664) constate que le « fait qu'elle ne présente pas d'acanthotylotes empêcherait de reconnaître en cette éponge une *Plocamia*, si elle était seule observée et qu'il serait possible de la confondre avec *Dictyoclathria morisca* de même structure, mais dont elle ne possède pas les toxes épineux. » Or dans le même article, p. 661, Topsent décrit une *D.*

morisca Schmidt encroûtante, dont les toxes « contrairement à l'habitude, sont tous sans épines distinctes ». Il ne reste donc rien de valable dans la diagnose originale.

Je possède plusieurs exemplaires d'*Antho*, récoltés par J. Ernst, par moins deux mètres, sur la côte sauvage de Quiberon, dont la structure et la spiculation sont rigoureusement identiques à ceux de *Plo-*

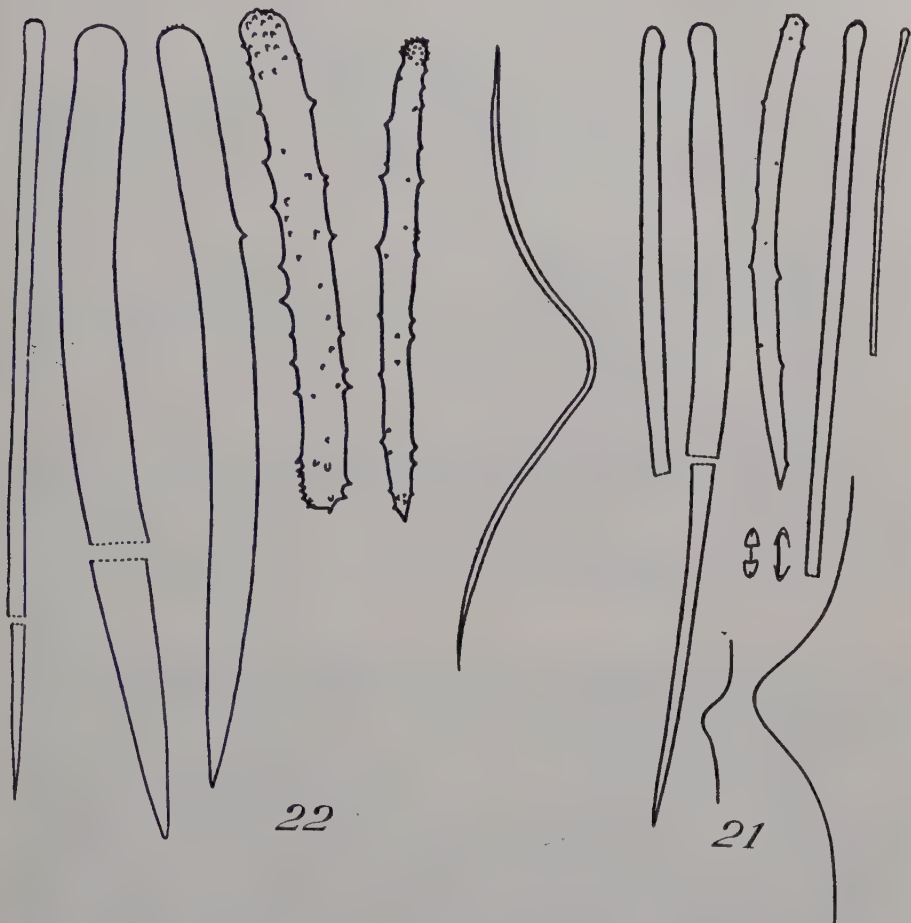


FIG. 21. — Spicules d'*Antho involvens* Schmidt (dressée), Arzew.

FIG. 22. — Spicules d'*Antho involvens* Schmidt var. *inconstans* Tops, Quiberon.

camia inconstans Tops., dont j'ai pu examiner le type au Musée de Strasbourg.

Les *acanthostrongyles* y sont aussi fréquents que dans le type méditerranéen et de même épaisseur : $10-12\ \mu$ et leur longueur n'excède pas $150\ \mu$, restant ainsi plus faible que la longueur des *acanthostyles* d'*A involvens* typiques encroûtantes ; mais le raccourcissement et la strongylie plus accentuée sont en corrélation probable avec l'épaississement des spicules (phénomène assez fréquent chez les Démospouges (fig. 22).

L'absence d'épines aux extrémités des toxes est un caractère fréquent chez les échantillons encroûtants et ne peut aider à la détermination ; tout au plus, ce caractère peut-il, éventuellement, servir de base à la distinction spécifique des formes encroûtantes et dressées.

ANTHO ERECTA Ferrer Hernandez 1921 = *Plocamia erecta*.

Eponge dressée, qui adhère par une base étroite, pédonculée, d'où s'élèvent des lamelles arquées, unies par leurs bords.

Le squelette consiste en un réseau régulier rénieroïde de tylostrongyles non épineux, entouré à la périphérie des lames de l'éponge par des grands styles robustes perpendiculaires à la surface, solidaires ou groupés en pinceaux divergents, entourés de styles ectosomiques.

SPICULES :

Styles principaux rectilignes ou légèrement courbés et régulièrement effilés : 600-800 μ /24-32 μ .

Tylostrongyles réticulés, non épineux à surface rugueuse, avec une extrémité globuleuse isolée par une constriction et l'autre extrémité plus ou moins obtuse : 280-340 μ /18-20 μ .

Subtylostyles dermiques à tête trilobulaire, groupés autour des styles principaux et épars dans le choanosome.

Toxes courts à flexion médiane large, dont certains ont les pointes en fer de lance et sont de longueur très variable ; certains presque rectilignes comme des oxes.

DISTRIBUTION : Atlantique : Santander.

Genre PLOCAMILLA Topsent 1928 = *Holoplocamia* Laubenfels 1936.

PLOCAMILLA CORIACEA Bow. 1874

Isodictya coriacea Bow. est une éponge parfaitement décrite et figurée par Bowerbank (1874, p. 228, pl. LLXIV), d'après un spécimen irlandais. Il s'agit toujours d'une éponge revêtante à surface égale et finement hispide dont les pores sont groupés en aires porifères plus ou moins nettes ; le squelette consiste en un réseau dense et régulier composé de nombreuses « lignes secondaires » de la longueur d'un spicule qui sont loin d'être toujours perpendiculaires aux « lignes principales » plus rares, d'acanthostyles longs et peu nombreux. Ce squelette est si typique du genre *Antho* au sens actuellement compris de *Dictyoclathria* que Ridley (1881, p. 485), considère que *Clathria* « *Isodictya* » *beani* Bow. ressemble de façon extraordinaire à *Dirrhopalum* « *Isodictya* » *coriacea* Bow. : même squelette, même distribution et presque même forme des spicules ; seule différence, les acanthostyles y remplacent les acanthostrongyles, c'est-à-dire qu'il y a différence d'une pointe de spicule. Pourtant Topsent ne juge pas nécessaire d'inclure *I. coriacea* Bow. dans son genre *Dictyoclathria*, dont elle a le squelette typique et en fait le type du genre *Plocamilla*, qui ne diffère de *Plocamia* O.S. que par son état encroûtant qui entraîne l'effacement des lignes primaires et secondaires. Ces deux genres possèdent notam-

ment dans leur squelette des acanthostyles accessoires d'hispidation qui diffèrent des acanthostyles ou acanthostrongyles du réseau. Dans son étude de la famille des Plocamiidae, Burton (1933, p. 401-402) donne une diagnose de *Plocamilla* qui se superpose à celle d'*Antho* et conserve dans le genre *Plocamia* les espèces à couche basale d'amphitylotes. Enfin Laubenfels (1936, pp. 75-77) crée le genre *Holoplocamia* qui remplace *Plocamilla* Tops. et y regroupe *P. inconstans* Tops ; *P. erecta* Fer. Hernandez et *P. coriacea* Bow.

Il est évident que d'étroites affinités lient *Plocamilla* et *Antho* et que la seule différence notable est l'existence de monactines accessoires non réticulés, chez *Plocamilla* ; cela soulève l'importante question de l'origine des acanthostrongyles réticulés ; on peut les considérer comme spicules accessoires ou comme spicules d'une catégorie supplémentaire. Il est en effet très concevable que les *Plocamilla* avec leurs mégasclères de *Microciona* plus ou moins bien répartis en deux catégories avec de nombreux intermédiaires se développent soit sur une assise compacte de spicules entremêlés, soit aux nœuds d'un réseau basilaire de ces mêmes spicules complémentaires. On peut aussi bien admettre que les monactines épineux hérissants et les monactines lisses ne représentent qu'une seule et même catégorie de mégasclères principaux, ce que je croirais volontiers.

Néanmoins dans l'attente d'une solution, je conserverai *Plocamilla* Tops, pour désigner les Clathriidae à charpente basilaire réticulée aux nœuds de laquelle s'implantent des touffes de spicules monactinaux divergents de deux catégories.

Plocamilla coriacea (Bow.) est une éponge revêtante, toujours peu étendue à surface égale et hispide, de couleur jaune ocre. Le squelette est typique du genre.

SPICULES (fig. 23) :

Acanthostyles principaux, courbés dans le tiers proximal, généralement lisses, parfois légèrement épineux avec épines éparses, tête bien marquée, arrondie et tige renflée au-delà de la constriction basale : 120-150 μ /11-12 μ .

Acanthostyles courbes entièrement épineux avec épines fines et courtes : 75-160 μ /8 μ .

Acanthostrongyles réticulés, régulièrement courbés, dont les extrémités sont tronquées, très rarement enflées et couvertes de fines épines, comme la tige, où les épines sont plus espacées : 65-120 μ .

Subtylostyles auxiliaires rectilignes : 130-425 μ .

Isochèles palmés de densité variable suivant les individus : 14-16 μ .

Toxes analogues à ceux d'*Antho*, les plus courts lisses, très grêles à flexion haute et courte et les plus grands avec extrémités épineuses et flexion médiane plus douce : 20-215 μ .

DISTRIBUTION : Atlantique, Manche (Oc. Indien, Pacifique).

PLOCAMILLA CIRCONFLEXA n.sp.

Eponge encroûtante, peu étendue, très fine, hispide à squelette typique du genre, couleur rouge.

SPICULES (fig. 24) :

Acanthostyles principaux à tige lisse courbe, parfois légèrement bosselée et tête éventuellement couverte de très fines épines : 150-450 μ /10 μ .

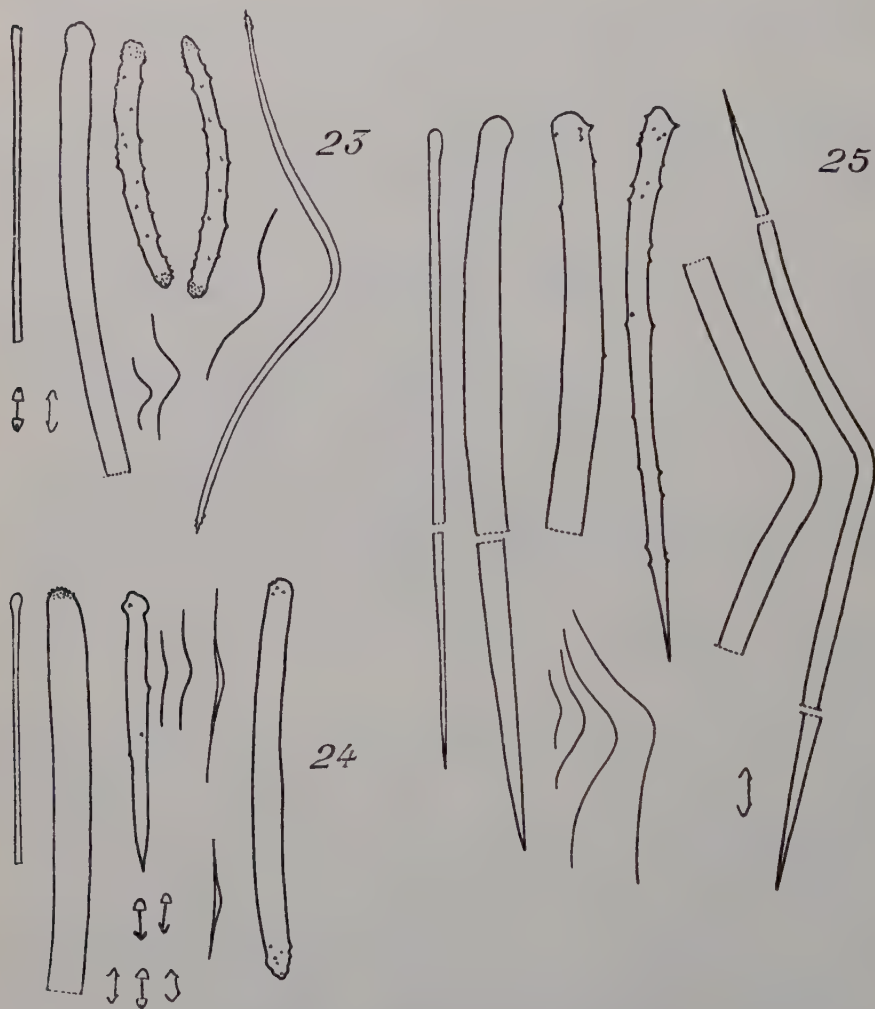


FIG. 23. — Spicules de *Plocamilla coriacea* Bowerbank, Roscoff.
FIG. 24. — Spicules de *Plocamilla circonflexa* n.sp., Rade de Brest.
FIG. 25. — Spicules d'une éponge à oxes toxiformes, Roscoff.

Acanthostyles plus courts, rectilignes, à tête également bosselée et pointe aiguë : 80-120 μ /8 μ .

Acanthostyles accessoires du système réticulé avec extrémités obtuses, bosselées, plutôt qu'épineuses et tige lisse légèrement courbée : 130-170 μ /10 μ .

Subtylostyles auxiliaires : 150-400 μ .

Isochèles palmés dont une certaine proportion possèdent une tige tordue de façon variable de telle sorte que les deux palettes se trouvent placées dans des plans différents parfois même perpendiculaires.

Cette particularité se retrouve chez d'autres Clathriidae et notamment chez *Rhaphidophylus typicus* Carter (Hallmann 1912) et chez *Holoplocamia penneyi* Laub. (Laubenfels 1936) ; longueur 10-12 μ .

Toxes courts, dont les deux extrémités sont à peu près en ligne droite dans le prolongement l'une de l'autre et dont la flexion médiane centrale, courte et très large est surtout marquée par un épaississement plan convexe de la tige, dans la région centrale : 25-70 μ . Cette espèce paraît être extrêmement proche d'*Holoplocamia penneyi* Laub. des Tortugas, dont les spicules ont mêmes dimensions et dont les isochèles sont comparables. Si les toxes des deux espèces étaient semblables, ce que je ne peux savoir, il s'agirait sans doute d'une seule et même espèce atlantique.

LOCALITÉ : Rade de Brest (Cormorandière).

Genre **ARTEMISINA** Vosmaer 1885.

Clathriidae souvent claviformes et pédonculées, dont le squelette principal consiste en un réseau tout à fait confus et dense de mégasclères principaux lisses ou épineux à la base qui peuvent devenir radiaires sous la surface. Pas de mégasclères accessoires, les spicules auxiliaires sont des styles à tête lisse ou épineuse. Isochèles palmés et toxes.

ARTEMISINA HISPANICA Ferrer Hernandez 1919.

Eponge globuleuse et pédonculée qui rappelle une *Suberites*. Le squelette est composé de spicules entrecroisés, devenant perpendiculaires ou parallèles à la surface, à la périphérie de l'éponge.

SPICULES :

Styles principaux lisses ou portant une couronne d'épines à la base : 600 μ .

Styles auxiliaires dermiques avec quelques éponges formant un revêtement analogue à celui des *Polymastia* : 150-240 μ .

Isochèles palmés : 20 μ .

Toxes lisses à large courbure analogues à ceux de *transiens* : 100 μ .

LOCALITÉ : Santander.

ARTEMISINA TRANSIENS Topsent 1892.

Eponge blanche pédonculée, à tête renflée, munie d'un petit oscule apical, légèrement papilliforme ; surface égale, hispide ; mégasclères en désordre dans la masse interne et orientés à la périphérie, la pointe tournée vers l'extérieur.

SPICULES :

Styles de tailles variables, en moyenne 400 μ , à tête toujours couronnée d'épines.

Isochèles palmés assez abondants : $20\ \mu$ environ.

Toxes grêles à pointes lisses : $55\ \mu$.

LOCALITÉ : Asturies.

Espèces incertae sedis :

CLATHRIA OXEIFERA Ferrer Hernandez 1921.

Eponge dressée, très ramifiée à rameaux courts, tortueux, plus ou moins anastomosés, vers leurs extrémités et qui constituent une masse vaguement globulaire, dont l'aspect général rappelle *Clathria frondicula* Schmidt = *Antho involvens* (Schmidt). La surface des rameaux est rugueuse et hérissée de spicules ; elle est perforée par quelques oscules relativement grands et cratériformes. Le squelette se compose d'un réseau quadrangulaire renieroïde de fibres principales plurispiculées et secondaires unispiculées où la spongine se distingue mal. Les fibres principales se terminent chacune par un éventail spiculaire superficiel responsable de l'hispidation.

Les fibres principales contiennent des spicules monactines et diactines lisses et sont hérissées d'acanthostyles plus ou moins perpendiculaires. Ce type de squelette est typique du genre *Clathria*. Mais entre les fibres principales paraît exister un réseau renieroïde à mailles triangulaires ou quadrangulaires d'acanthostyles dont il n'est pas précisé s'il s'agit de la même catégorie que les spicules hérissant les fibres ; c'est alors un squelette typique de *Dictyoclathria*. De nombreux spicules auxiliaires sont dispersés dans les régions interstitielles et dermiques.

Tylostyles ou *styles* principaux, rectilignes ou peu courbés, parfois polytylotes, à base ovoïde, dissymétrique : $143-350\ \mu/5-7\ \mu$.

Oxes dérivés des précédents par modification des extrémités et parfois polytylotes.

Subtylostyles auxiliaires grêles : $350\ \mu/2\ \mu$ dermiques et interstitiels autour des lacunes aquifères ; d'autres plus courts : $150\ \mu/3\ \mu$.

Acanthostyles courbes à base ovale ou trilobulaire, garnie d'épines courtes et abondantes et épines moins nombreuses sur la tige sauf près de la pointe : $100-130\ \mu/7\ \mu$.

Acanthoxes dérivés des précédents avec épines concentrées vers les extrémités.

Toxes de longueur variable et de forme assez constante, jusqu'à $154\ \mu/1-1,5\ \mu$; flexion centrale assez large.

LOCALITÉ : Méditerranée : Palma.

La position générique de cette espèce reste très discutable. Sa description met évidemment l'accent sur les relations susceptibles d'exister entre les genres *Clathria* Schmidt et *Antho* Gray. L'existence d'un squelette renieroïde d'acanthostyles et d'autres caractères de spiculation indiquent qu'il s'agit probablement d'un spécimen d'*Antho* dont le squelette principal serait resté encore très développé. L'espèce paraît caractérisée par la présence de ses spicules diactines aberrants et par l'absence d'isochèles (rare chez les spécimens dressés d'*Antho*).

Cette espèce se retrouve dans la monographie de Laubenfels (1936) sous le nom de genre *Labacea* Laub., genre caractérisé par un squelette intermédiaire entre *Clathria* et *Antho* et créé pour *Clathria juncea* Burton (1931).

ARTEMISINA ? PARADOXA Babic 1922.

Eponge en partie revêtante, en partie dressée et ramifiée, de 5,5 cm de haut et 5 cm de large, à rameaux larges, assez aplatis, noueux par endroits et anastomosés. La surface est rugueuse, hispide, les oscules sont épars. Des canaux osculaires, larges, courent à travers l'éponge.

Le squelette principal consiste en un réseau de fibres où se trouvent plusieurs styles ou subtylostyles forts et le squelette dermique est formé de files de subtylostyles rectilignes et grêles.

On trouve en profondeur des toxes et isochèles palmés et quelques grands oxes toxiformes.

Styles ou *subtylostyles* généralement lisses, dont les plus petits sont cependant des *acanthostyles* dont les épines sont concentrées près de la base. Ces spicules sont fusiformes, à base rétrécie, à tige rectiligne ou peu courbée.

Acanthostyles de $118-378 \mu/2-10 \mu$ et *styles* lisses jusqu'à $425 \mu/14 \mu$.

Styles auxiliaires grêles avec épines basales : $166-351 \mu/1,8-5 \mu$.

Isochèles palmés, peu abondants : $7-24 \mu$ (généralement 19μ).

Toxes nombreux à extrémités épineuses : $27-129 \mu/1,8-2 \mu$.

Oxes toxiformes, rares, lisses : $92-407 \mu/1,8-9 \mu$.

LOCALITÉ : Adriatique.

Si l'on admet que la description du squelette est imparfaite, on peut placer *Artemisina paradoxa* Babic en synonymie avec *Antho involvens* Schmidt dont elle a les caractères morphologiques et presque la spiculation, à l'exception des oxes toxiformes.

Je possède des préparations d'une éponge encroûtante récoltée dans la Manche au large de Roscoff, qui s'apparente étroitement à l'échantillon adriatique, mais j'ai malheureusement perdu l'éponge elle-même, ce qui m'interdit d'en connaître la charpente (*Microciona* ou *Antho* ?). Il existe dans ces préparations un faible pourcentage d'oxes toxiformes absolument identiques à ceux d'*Artemisina paradoxa* Babic. Ils sont normalement constitués et s'ils dérivent d'une fusion précoce, la zone d'union est remarquablement cicatrisée. Leur origine reste assez mystérieuse. Voici quelle est la spiculation de cette éponge (fig. 25) :

Acanthostyles principaux lisses, dont la base porte quelques bosselures, rares : $200-600 \mu/13-15 \mu$.

Acanthostyles accessoires, courbés, à base étroite et épines courtes régulièrement espacées sur la tige, plus rares chez les grands spicules : $150-175 \mu/9-11 \mu$.

Subtylostyles auxiliaires, à courbure proximale : $125-375 \mu/1-3 \mu$.

Isochèles palmés : $14-16 \mu$.

Toxes nombreux, à extrémités lisses et flexion centrale assez large : $40-110 \mu/1-2 \mu$.

Oxes toxiformes à large courbure centrale : $300-500 \mu/12-14 \mu$; il en existe quelques-uns plus grêles et plus courts.

**
**

Cette étude des Clathriidae d'Europe occidentale et méridionale doit être naturellement considérée comme une mise au point actuelle et non définitive. Il est évident que l'examen de nouveaux échantillons permettra seul de résoudre les problèmes en suspens de nomenclature générique et spécifique. Il serait entre autres très souhaitable d'examiner avec beaucoup d'attention la faune des Clathriidae de la péninsule ibérique et plus particulièrement celle de la côte atlantique.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ARNDT, W., 1934. — Porifera. *Tierwelt d. Nord und Ostsee* III a, pp. 1-140.
- BABIC, K., 1922. — Monactinellida und Tetractinellida des adriatischen Meere. *Zool. Jahrb. Abt. Syst.* vol. 46, pp. 217-302.
- BOWERBANK, J.B.S., 1864-66-74. — A monograph of the British Spongiadae. London.
- BURTON, M., 1930. — Norwegian Sponges from the Norman Collection. *Proc. Zool. Soc. London* 2, pp. 487-546.
- BURTON, M., 1933. — Precocious reproduction in the Sponge *Dictyoclathria beanii* (Bowerbank). *Ann. Mag. Nat. Hist.* 10, XII, pp. 504-08
- BURTON, M., 1935. — The Family Plocamiidae with descriptions of four new genera of Sponges. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 15, pp. 399-404.
- BURTON, M., 1934. — Sponges. *Zool. res. Swedish Antarct. Exped. 1901-03, vol. III, n° 2*, pp. 1-56.
- CARTER, H.J., 1874-76. — Descriptions and figures of deep sea sponges from the Atlantic ocean dredged upon board HMS Porcupine chiefly in 1869. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 4, XIV, pp. 207-221, 245-257 et 4, XVIII, pp. 226-240, 307-324, 388-410, 458-479.
- CARTER, H.J. et HOPE, R., 1889. — On a new British species of *Microciona* Bow. in which the ends of the tricurvate are spiniferous. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 6, III, pp. 99-106.
- DENDY, A., 1905. — Report on the sponges collected by Professor Herdmann at Ceylon in 1902. *Herdmann Pearl Oyster Fisheries Gulf of Manaar suppl. XVIII*, pp. 57-246.
- DUCHASSAING DE FONBRESSIN, P. et MICHELOTTI, G., 1864. — Spongiaires de la Mer Caraïbe. *Natuurk. Verh. Mij. Haarlem*, XXI, pp. 1-124.
- EHLERS, E., 1870. — Die Esperschen Spongien in der zoologischen Sammlung der K. Universität Erlangen, pp. 1-36, Erlangen.
- FERRER HERNANDEZ, F., 1918. — Descripción de tres esponjas nuevas del littoral español. *Rev. Real ; Acad. de C. Ex. Fis y Nat.*
- FERRER HERNANDEZ, F., 1919. — Apuntes para la fauna iberica. *Bol. real Soc. Esp. de Hist. Nat.*
- FERRER HERNANDEZ, F., 1921. — Esponjas recogidas en la Campana preliminar del « Giralda ». *Bol. de Pesca Madrid* 1921, pp. 1-17.
- FERRER HERNANDEZ, F., 1922. — Mas datos para el conocimiento de las esponjas de las costas españolas. *Bol. de Pesca Madrid*, pp. 247-72.
- GRAY, J. E., 1867. — Notes on the arrangement of sponges with the description of some new genera. *Proc. Zool. Soc. London*, pp. 492-558.
- HALLMANN, E.F., 1912. — Report on the sponges obtained by the FIS « Endeavour » on the coasts of New South Wales, Victoria, South Australian, Queensland and Tasmania. *Zool. Res. Fish. Experim. Endeavour*, pp. 117-300.
- HALLMANN, E.F., 1920. — New genera of monaxonid Sponges related to the genus *Clathria*. *Proc. Linn. Soc. N.S. Wales*, pp. 667-692.
- HARTMAN, W.D., 1958. — Natural History of the Marine Sponges of Southern New England. *Peabody Museum of Nat. Hist. Yale University, Bull* 12, pp.1-155.

- HENTSCHEL, E., 1912. — Kiesel und Hornschwämme der Aru und Kei Inseln. *Abh. Senckenb Ges.* XXXIV, pp. 295-448.
- HENTSCHEL, E., 1929. — Die Kiesel und Hornschwämme des Nördlichen Eismeers. *Fauna Arctica* V, pp. 859-1042.
- HOPE, R., 1889. — On two new British species of Sponges. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 6, IV, pp. 333-342.
- LAUBENFELS (DE), M.W., 1936. — A discussion of the sponge fauna of the Dry Tortugas in particular and the West Indies in general with Material for a revision of the families and orders of the Porifera. *Pap. from Tortugas Laboratory*, 30, pp. 1-201.
- LAUBENFELS (DE), M.W., 1949. — Sponges of Woods Hole and Vicinity. *Bull. of Mus. Comp. Zool. Harvard*, vol. 103, pp. 1-55.
- LAUBENFELS (DE), M.W., 1951. — A collection of Sponges from the Black Sea. *Arch. für Hydrobiologie*, vol. 45, pp. 213-216.
- ORUETA (DE), D., 1901. — Descripción de algunas Esponjas del Cantabrico. *Bol. Soc. Esp. Hist. Nat.*, I, pp. 331-335.
- RIDLEY, S.O., 1884. — Spongiida. *Zool. Res. «Alert»*, pp. 366-482 et 582-630.
- RIDLEY, S.O. et DENDY, A., 1887. — Report on the Monaxonida collected by HMS «Challenger». *Zool. XX*.
- SARA, M., 1958. — Studio sui Poriferi di una grotta di marea del Golfo di Napoli. *Archivio Zool. Ital.* XLIII, 203-280.
- SCHMIDT, O., 1862-64-66. — Die Spongien des adriatischen Meeres. *Leipzig*.
- SCHMIDT, O., 1870. — Grundzüge einer Spongien Fauna des atlantische Gebietes. *Leipzig*.
- STEPHENS, J., 1921. — Sponges of the Coasts of Ireland. II. The Tetraxonida (concluded). *Scient. Invest. Fisheries Branch Ireland*, 1920, n° 2, pp. 1-75.
- SWARTSCHEWSKY, B., 1905. — Beitrag zur Kenntnis der Schwammfauna des Schwarzen Meeres. *Mem. Soc. Nat. Kiew*, vol. XX, pp. 1-59.
- TOPSENT, E., 1892. — Contribution à l'étude des Spongiaires de l'Atlantique nord. *Résul. Camp. Sci. Prince Albert I Monaco*, II.
- TOPSENT, E., 1892. — Diagnoses d'éponges nouvelles de la Méditerranée et plus particulièrement de Banyuls. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, vol. 2, N. et R., pl. XVII-XXVIII.
- TOPSENT, E., 1920. — Spongiaires du Musée Zoologique de Strasbourg. Monaxonides. *Bull. Inst. Océan. Monaco*, n° 381, pp. 1-36.
- TOPSENT, E., 1924. — L'état jeune des Ectyonines. *C.R. Acad. Sci. Paris*, t. 178, p. 141.
- TOPSENT, E., 1925. — Etude des Spongiaires du Golfe de Naples. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, t. 63, pp. 623-725.
- TOPSENT, E., 1928. — Spongiaires de l'Atlantique et de la Méditerranée provenant des croisières du Prince Albert I Monaco. *Résul. Camp. Scient. Prince Albert I Monaco*, LXXIV.
- TOPSENT, E., 1934. — Etude d'Eponges littorales du Golfe de Gabès. *Bull. Stat. Aquiculture et Peche Castiglione* 1932, pp. 71-102.
- TOPSENT, E. et OLIVIER, M., 1943. — Eponges observées dans les parages de Monaco (fin). *Bull. Inst. Océan. Monaco* n° 854.
- VERRILL, A.E., 1873. — Report upon the Invertebrate Animals of Vineyard Sound and the adjacent waters... *U.S. Comm. of Fish and Fisheries part I*, pp. 295-778.
- VOSMAER, G.C.J., 1880. — The sponges of the Leyden Museum. I. The Family of the Desmacidinae. *Notes Leyden Museum II*, pp. 99-164.
- VOSMAER, G.C.J., 1933-35. — The Sponges of the Bay of Naples. Porifera Incalcaria. *Capita Zoologica III*, V1 et V2.
- WILSON, H.V., 1912. — Development of sponges from dissociated tissue cells. *Bull. U.S. Bur. Fish*, 1910, vol 30, pp. 1-30.

LA FAUNULE ASSOCIÉE AU *LITHOPHYLLUM INCRUSTANS* PHIL DES CUVETTES DE LA RÉGION DE ROSCOFF

par

Francis Bénard

Faculté des Sciences, Caen

Dans la région de Roscoff, les accidents de la roche constitutive du rivage forment, en de nombreux points de la côte, des vasques naturelles retenant l'eau à mer basse jusqu'au retour de la marée suivante. Au niveau des *Mytilus edulis* particulièrement, leurs parois se couvrent d'algues calcaires (Corallinacées) et en particulier de *Lithophyllum incrustans* Phil, formant des encroûtements fongiformes épais de teinte rose ou mauve. Dans les anfractuosités du thalle prospère une faune qui, par la variété de ses espèces et la constance de leur groupement, apparaît comme une association animale caractéristique (de Beauchamp, 1914).

Le propos de ce travail sera de définir objectivement cette association en établissant une liste d'espèces, affectées chacune d'une triple cote de fidélité, de constance et d'abondance.

A ma connaissance, seuls Caullery et Mesnil (1898) ont étudié, à la pointe de la Hague (Cotentin), l'association du *Lithophyllum incrustans*. Ils ne précisent pas toutefois le contenu de tous les groupes rencontrés, à l'exception des Polychètes sédentaires. Leur travail a néanmoins permis une confrontation constante avec mes propres observations.

L'étude portera sur les points suivants :

- I. — Inventaire des espèces associées.
- II. — Caractères généraux de l'association.
- III. — Répartition de l'association dans le thalle de l'algue.
- IV. — Diversités géographiques de l'association.

Les prélèvements et observations ont été faits de l'automne 1952 à l'automne 1953.

I. — INVENTAIRE DES ESPÈCES ASSOCIÉES

Cette liste est le résultat de l'ensemble de mes observations ; elle ne tient compte ni des gisements ni des dates de récolte. (En effet, la recherche des variations saisonnières ne m'a mené à aucun résultat significatif).

Les cadres systématiques sont empruntés aux « Inventaires de la faune de Roscoff » publiés jusqu'ici.

Spongiaires

Calcaires : *Clathrina coriacea* (Montagu), *Grantia compressa* Fabricius.

Tétractinellides : *Oscarella lobularis* (Schmidt).

Monaxonellides : *Clione celata* Grant, *Hymeniacidon sanguinea* (Grant).

Cnidaires

Actiniaires : *Actinia equina* Linné, *Bunodactis viridis*, Pennant, *Cereus pedunculatus* Pennant.

Plathelminthes

Turbellariés : *Leptoplana tremellaris* (Müller).

Némertes

Tetrastemma melanocephalum (Johnston), *Cerebratulus aerujatus* Bürg, *Lineus viridis* (Blainville), *Lineus sanguineus* (Müller).

Echinodermes

Astérides : *Asterina gibbosa* Pennant.

Ophiurides : *Amphipholis squamata* Delle Chiaje.

Echinides : *Paracentrotus lividus* Lamarck.

Mollusques

Amphineures : *Callochiton laevis* Montagu, *Acanthochitona cinnabrina* Pennant (var. *lutescens*, var. *cinnabrina*).

Gastropodes : *Patella aspera* Lamarck, *Patelloidea virginea* Müller, *Gibbula umbilicalis* Da Costa, *Omalogyra atomus* Philippi, *Littorina* sp., *Bittium reticulatum* (Da Costa), *Cerithiopsis tubercularis* Jeffreys, *Nassarius incrassatus* Strom, *Pelta coronata* Quatrefages.

Pélécy-podes : *Anomia ephippium* Linné, *Modiolus barbatus* Linné, *Musculus marmoratus* Forbes, *Mytilus edulis* Linné, *Kellia suborbicularis* Montagu, *Venerupis irus* Linné, *Tapes pullastra* Montagu, *Hiatella gallicana* Lamarck.

Polychètes

Aphroditiens : *Lepidonotus clava* Montagu, *Harmathoe imbricata* Linné, *Lagisca extenuata* Grube, *Polynoe scolopendrina* Savigny, *Pholoe minuta* Fabricius.

Phyllodocidées : *Phyllodoce mucosa* Oersted, *Eulalia viridis* Müller, *Eteone picta* Fabricius.

Syllidées : *Syllis amica* Quatrefages, *Syllis gracilis* Grube, *Typosyllis krohnii* Elhers, *Typosyllis variegata* Grube, *Typosyllis armillaris* Malmgren, *Pterosyllis formosa* Claparède, *Parapionosyllis minuta* Pierantoni.

Néréidées : *Perinereis cultrifera* Grube, *Platynereis dumerilii* (Audoin et Milne-Edwards).

Eunicidées : *Eunice harasii* Audouin et Milne-Edwards, *Marphysa fallax* Marion et Brobetzky, *Lysidice ninetta* Audouin et Milne-Edwards, *Nematonereis unicornis* (Grube), *Lumbriconereis fragilis* Müller, *Lumbriconereis impatiens* Claparède, *Staurocephalus rubrovittatus* Grube.

Spionidées : *Polydora ciliata* Johnston, *Polydora hoplura* Claparède, *Polydora coeca* Oersted, *Polydora flava* Claparède, *Polydora armata* Langerhans, *Polydora giardi* Mesnil.

Cirratulidées : *Cirratulus cirratus* Müller, *Cirratulus filiformis* Keferstein, *Cirratulus chrysoderma* Claparède, *Heterocirrus bioculatus* Keferstein, *Dodecaceria concharum* Oersted, *Dodecaceria caulleryi* Dehorne, *Ctenodrilus serratus* (O. Schmidt).

Maldanidées : *Johnstonia clymenoides* Quatrefages

Terebellidées : *Amphitrite gracilis* Grube, *Terebella lapidaria* Kohler, *Polycirrus* sp., *Potamilla torelli* Malmgren, *Potamilla reniformis* Müller, *Dasychone bombyx* Dalyell, *Dasychone lucullana* (Delle Chiaje), *Fabricia sabella* (Ehrenberg), *Myxicola aesthetica* Claparède.

Serpulidées : *Pomatoceros triqueter* Linné, *Spirorbis* sp.

Sabellariidées : *Sabellaria alveolata* Linné.

Oligochètes

Une espèce indéterminée.

Crustacés

Copépodes harpacticides : *Porcellidium fimbriatum* Claus, *Porcellidium tenuicaudata* Claus.

Cancerillidés : *Cancerilla tubulata* Dalyell.
 Lichomolgidés : *Heteranthessius scotti* n.sp.
 Clausiidés : *Mesnilia cluthae* Th. et A. Scott.

Ostracodes.

Isopodes :

Tanaidés : *Tanais cavolini* Savigny.
 Gnathiidés : *Paragnathia maxillaris* Montagu.
 Spheromidés : *Dynamene bidentata* Dana.
 Asellidés : *Jaera marina* Fabricius.

Amphipodes : *Caprella acanthifera* Leach.

Décapodes :

Anomoures : *Porcellana plathycheles* Pennant.
 Brachyours, Brachyrhynques : *Pilumnus hirtellus* Linné,
Cancer pagurus Linné (formes jeunes).
 Oxyrhynques : *Macropodia rostrata* Linné.

Arachnides

Pycnogonides : *Anoplodactylus virescens* Hodge.

Halacariens : *Halacarus ctenopus* Gosse, *Rhombognathus notops* Gosse, *Rhombognathus magnirostri* Trouessart, *Rhombognathopsis seahamii* Hodge, *Copidognathus rhodostigma* Gosse, *Agaua chevreuxi* Trouessart, *Halacarellus Basteri* Johnston, *Agauopsis brevipalpus* Trouessart, 3 espèces indéterminées.

Insectes

Diptères : *Clunio* sp. (larves).

Sipunculides

Phascolosoma vulgare Blainville, *Phascolosoma minutum* Keferstein .

Nématodes

Enoplus communis Bastian, 8 espèces indéterminées très fréquentes.

Cette liste comprend un certain nombre de Polychètes dont la présence n'avait pas été jusqu'ici signalée dans la région de Roscoff. Ce sont : *Lumbriconereis fragilis* Müller, *Myxicola aesthetica* Claparère, *Polydora armata* Langerhans, *Polydora giardi* Mesnil, *Dodecaceria caulleryi* Dehorne, *Parapionosyllis minuta* Claparède, *Cirratulus chrysoderma* Claparède.

Les cinq premières formes sont connues de l'Océan Atlantique ou de la Manche. Les deux dernières n'étaient jusqu'ici mentionnées

qu'en Méditerranée (Golfe de Naples) ; de même la Némerte *Cerebratulus aerujatus* (l'absence de la partie terminale de la région postérieure du seul individu trouvé n'a pas permis une identification totale des caractères) n'était connu qu'en Méditerranée.

Heteranthessius scotti n.sp. a fait l'objet d'un travail récent en collaboration avec C. Bocquet et J.H. Stock (1959).

II. — CARACTÈRES GÉNÉRAUX DE L'ASSOCIATION DU LITHOPHYLLUM INCRUSTANS PHIL

Pour interpréter le précédent relevé et en tirer les caractères d'association, nous procéderons selon les méthodes de la Phytosociologie, telles qu'elles ont été exposées et utilisées par M. Prenant (T.S.B.R. 1927), pour décrire les associations de la faune sessile de la région de Roscoff.

Dans une première étape, je chercherai à isoler « l'individu d'association » qui se définit comme la surface occupée par l'association considérée.

Chaque mare à *Lithophyllum* forme-t-elle un individu d'association, ou doit-on considérer comme individu d'association l'ensemble des vasques naturelles encroûtées par le *Lithophyllum*, qui se rencontrent sur une partie de la côte ? En accord avec l'interprétation donnée par M. Prenant pour des cas analogues, il faudrait adopter le premier point de vue : chaque mare à Corallinacées devrait être considérée comme un individu d'association.

En fait je n'ai pu procéder ainsi ; chaque relevé d'individu d'association se trouvait contenir des chiffres trop faibles et trop disparates pour permettre une interprétation correcte et homogène d'une station donnée. En conséquence, je me suis attaché à récolter la totalité des *Lithophyllum* dans plusieurs cuvettes voisines ; la quantité de matériel ainsi récolté est plus grande et les chiffres obtenus plus représentatifs.

a) Relevé

Chaque relevé consiste à dresser la liste des espèces existant dans un individu d'association, en indiquant pour chacune des espèces le nombre des exemplaires recueillis. L'ensemble des relevés effectués se rapporte aux quatre gisements suivants : St-Efflam, Beg-an-Fry, Primel et Tisaoson.

Pour certaines espèces, le nombre exact d'exemplaires recueillis figure dans le tableau donné ci-dessous. Pour d'autres espèces (cas des animaux difficilement dénombrables en raison de leur taille : Acariens, Nématodes, etc... ou de leur fragilité : *Polydora*), j'ai pu donner seulement une idée de leur fréquence, en utilisant un nombre de signes « + » proportionnel à l'abondance de l'espèce considérée.

	St-Efflam	Beg-an-Fry	Primel	Tisaozon	Total
<i>Dodecaceria concharum</i> ..	344	208	139	209	900
<i>Dodecaceria caulleryi</i> ...	3	4	5	1	13
<i>Polydora</i> sp.	++	+	+	+++	
<i>Polydora giardi</i>	++	+	+	++++	
<i>Amphitrite gracilis</i>	23	3	12	1	39
<i>Terebella lapidaria</i>	2	0	0	0	2
<i>Myxicola aesthetica</i>	26	5	8	6	45
<i>Sabellaria alveolata</i>	14	5	8	2	29
<i>Potamilla torelli</i>	7	6	10	17	40
<i>Potamilla reniformis</i>	9	6	12	7	34
<i>Dasychone lucullana</i>	0	1	3	0	4
<i>Dasychone bombyx</i>	0	1	1	0	2
<i>Johnstonia clymenoides</i> ..	0	1	3	0	4
<i>Cirratulus chrysoderma</i> ..	25	34	53	12	124
<i>Cirratulus</i> sp.	0	3	5	5	13
<i>Polycirrus</i> sp.	2	4	3	1	10
<i>Lysidice ninetta</i>	81	65	24	8	178
<i>Nematonereis unicornis</i> ..	2	1	1	0	4
<i>Marphysa fallax</i>	0	0	1	0	1
<i>Lumbriconereis impatiens</i> ..	1	1	3	5	10
<i>Lumbriconereis fragilis</i> ..	0	0	1	0	1
<i>Eunice harasii</i>	2	4	4	1	11
<i>Perinereis cultrifera</i>	6	11	43	7	67
<i>Platynereis dumerilii</i>	8	9	14	4	35
<i>Eulalia viridis</i>	8	5	1	3	17
<i>Phyllodoce mucosa</i>	1	9	3	1	14
<i>Syllidées</i>	32	101	65	53	251
<i>Pholoe minuta</i>	10	4	6	1	21
<i>Lepidonotus clava</i>	0	5	5	2	12
<i>Aeolidées</i>	4	0	4	0	8
<i>Hiatella gallicana</i>	3	27	45	18	32
<i>Pelta coronata</i>	4	10	14	1	29
<i>Kellia suborbicularis</i>	7	9	11	13	40
<i>Mytilus edulis</i>	+++	++	+	+	
<i>Tapes pullastra</i>	8	2	3	1	14
<i>Venerupis irus</i>	1	2	0	2	5
<i>Acanthochitona crinatus</i> ..	+	+	+	+	
<i>Patella aspera</i>	11	8	13	6	38
<i>Anomia ephippium</i>	+	+	+	+	
<i>Bittium reticulatum</i>	++	+	+	+	
<i>Cerithiopsis tubercularis</i> ..	+	+	+	+	
<i>Musculus marmoratus</i>	7	4	4	2	17
<i>Modiola barbata</i>	3	5	3	1	12
<i>Amphipholis squamata</i>	+++	++	++	+	
<i>Patelloidea virginea</i>	2	4	6	2	14
<i>Dynamene bidentata</i>	12	6	11	2	31
<i>Paragnathia maxillaris</i> ..	16	10	10	7	43
<i>Tanais</i> sp.	2	1	13	9	25
<i>Amphipodes</i>	+	+	+	+	
<i>Copépodes</i>	++	+	+	+	
<i>Leptoplana tremellaris</i> ..	4	15	7	3	29
<i>Actiniaries</i>	++	++	++	+	
<i>Nématodes</i>	+++	+	++	++	
<i>Acariens</i>	++	+	++	+	
<i>Foraminifères</i>	+	+	+	+	
<i>Anoplodactylus virescens</i> ..	0	4	2	0	6
<i>Clunio</i> sp.	1	2	7	4	13
<i>Némertes</i>	7	9	11	4	22
<i>Phascolosoma vulgare</i>	1	0	2	1	4
<i>Phascolosoma minutum</i> ..	11	9	12	22	54

b) Constance

On appelle coefficient de constance d'une espèce le pourcentage de celle-ci, dans un relevé, ramené à une quantité arbitraire de l'espèce la plus commune.

Dans le cas présent, l'espèce la plus commune est sûrement une *Polydora* ; malheureusement, la récolte de ces Polychètes est trop délicate pour qu'on puisse les dénombrer en toute certitude. Aussi, est-ce *Dodecaceria concharum* qui servira de base de calcul et sera affecté du coefficient 100.

Le tableau suivant présente les différentes espèces par ordre de coefficients de constance décroissants. La colonne de gauche est le rappel des totaux du tableau précédent.

	Total	Coefficient de constance
	5.000 à 7.000	700 à 800
<i>Polydora</i> sp.	900	100
<i>Dodecaceria concharum</i>	251	28
Syllidées	178	20
<i>L. ninetta</i>	124	14
<i>C. chrysoderma</i>	92	10
<i>H. gallicana</i>	67	8
<i>P. cultrifera</i>	54	6
<i>P. minutum</i>	45	5
<i>M. aesthetica</i>	43	5
<i>P. maxillaris</i>	40	4
<i>P. torelli</i>	40	4
<i>K. suborbicularis</i>	39	4
<i>A. gracilis</i>	38	4
<i>P. aspera</i>	35	4
<i>P. dumerilti</i>	34	4
<i>P. reniformis</i>	31	3
<i>D. bidentata</i>	29	3
<i>S. alveolata</i>	29	3
<i>P. coronata</i>	29	3
<i>L. tremellaris</i>	25	3
<i>Tanais</i> sp.	22	2
Némertes	21	2
<i>P. minuta</i>	17	2
<i>E. viridis</i>	17	2
<i>M. marmoratus</i>	15	2
<i>M. edulis</i>	14	2
<i>P. mucosa</i>	14	2
<i>T. pullastra</i>	14	2
<i>P. virginea</i>	13	1,5
<i>D. caulleryi</i>	13	1,5
<i>Clunio</i>	12	1,5
<i>L. clava</i>	12	1,5
<i>M. barbata</i>	11	1
<i>E. harasii</i>	10	0,9
<i>Polycirrus</i> sp.	10	0,9
<i>L. impatiens</i>	8	0,8
Aeolidées	6	0,6
<i>A. virescens</i>	5	0,5
<i>V. irus</i>	4	0,4
<i>J. clymenoides</i>	4	0,4
<i>P. vulgare</i>	4	0,4
<i>N. unicornis</i>	4	0,4
<i>D. Lucullana</i>	2	0,2
<i>T. lapidaria</i>	2	0,2
<i>D. bombyx</i>	1	0,1
<i>M. fallax</i>	1	0,1
<i>L. fragilis</i>		

c) Fidélité

En comparant le relevé de l'association du *Lithophyllum incrustans* à d'autres associations animales de la région de Roscoff, j'envisagerai une opération plus synthétique qui est la recherche de la fidélité des espèces.

On convient de qualifier d'*exclusive* une espèce d'association qui n'appartient qu'à cette association.

Une espèce rencontrée principalement dans une association et sporadiquement ailleurs est qualifiée d'*élective*.

Si une espèce se trouve fréquemment dans quelques associations seulement, c'est une forme *préférante*.

On appellera *accessoire* une forme rencontrée assez souvent dans l'association, mais dans bien d'autres également et *accidentelle* une espèce rencontrée fortuitement et appartenant à une autre association.

L'« Inventaire de la Faune de Roscoff » m'a servi, dans la plupart des cas, à évaluer les indices de fidélité de chaque espèce.

Je ne donnerai ci-dessous qu'un tableau résumé des fidélités correspondant aux principaux représentants de l'association du *Lithophyllum*.

Formes exclusives : *Dodecaceria concharum*, *Cirratulus chrysoerma*, *Myxicola aesthetica*, *Polydora giardi*, *Polydora armata*, *Lumbriconereis fragilis*, *Parapionosyllis minuta*.

Formes électives : *Polydora coeca*, *Lysidice ninetta*, *Fabricia sabella*, *Hiatella gallicana*, *Phascolosoma minutum*.

Formes préférantes : *Dodecaceria caulleryi*, *Polydora ciliata*, *Polydora hoplura*, *Polydora flava*, *Potamilla torelli*, *Johnstonia clymenoides*, *Syllis gracilis*, *Syllis amica*, *Pelta coronata*, *Kellia suborbicularis*, *Venerupis irus*, *Anoplodactylus virescens*, *Cione celata*.

Formes accessoires : *Amphitrite gracilis*, *Potamilla reniformis*, *Sabellaria alveolata*, *Pomatoceros triqueter*, *Polycirrus* sp., *Cirratulus cirratus*, *Syllis variegata*, *Plathynereis dumerilii*, *Perinereis cultrifera*, *Eulalia viridis*, *Phyllodoce mucosa*, *Eunice harassii*, *Nematonereis unicornis*, *Musculus marmoratus*, *Tapes pullastra*, *Mytilus edulis*, *Acanthochinota crinatus*, *Patella aspera*, *Anomia ehippium*, *Modiola barbata*, *Amphipholis squamata*, *Leptoplana tremellaris*, *Phascolosoma vulgare*, *Dynamene bidentata*.

Formes accidentelles : *Terebella lapidaria*, *Typosyllis krohnii*, *Pterosyllis formosa*, *Marphysa fallax*, *Jaera marina*, *Porcellana platycheles*, *Pilumnus hirtellus*, *Cancer pagurus*, *Macropodia brevirostris*, *Dasychone lucullana*, *Dasychone bombyx*.

La conclusion de cette étude des fidélités permet d'exprimer ce résultat fondamental : avec 12 espèces caractéristiques (formes exclusives et électives), dont 7 exclusives, l'association animale du *Lithophyllum incrustans* se trouve définie sans ambiguïté.

III. — RÉPARTITION DE L'ASSOCIATION DANS LE THALLE DE L'ALGUE

Par une observation même superficielle, il est facile de constater que la faunule, malgré ses variations géographiques que j'envisagerai ultérieurement, se distribue dans l'épaisseur de l'algue avec une remarquable régularité.

J'ai confirmé cette disposition par l'examen de blocs provenant du plus grand nombre de gisements possible. Les blocs brisés offrent quelquefois des sections favorables à l'observation, mais la méthode de choix consista à scier des blocs de *Lithophyllum*, après fixation au formol pour durcir les animaux. J'ai pu, par l'examen d'un certain nombre de ces coupes, distinguer une succession régulière de zones en rapport avec la structure anatomique de l'algue : de l'extérieur vers le substrat se succèdent une zone à *Polydora*, une zone cavitaire et une zone à *Dodecaceria*.

a) Zone à *Polydora*

C'est la couche externe de calcaire compact qui forme le domaine presque exclusif des *Polydora*.

Leurs galeries ont la forme d'un « U » dont les deux branches seraient très rapprochées. L'orifice de chaque galerie, à la surface de l'algue, rappelle la section du canon d'un fusil de chasse.

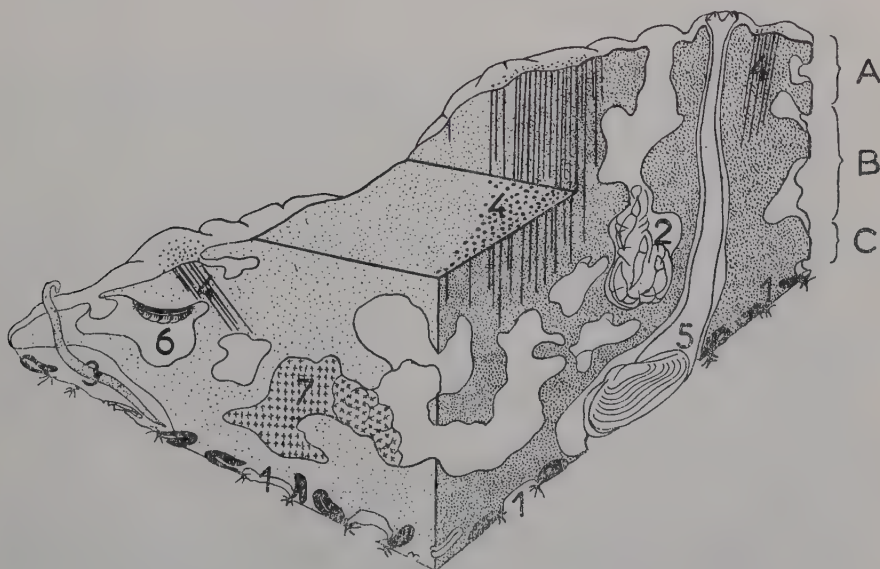


FIGURE 1

Schéma général de la répartition verticale des espèces animales associées au *Lithophyllum incrustans*.

A : Zone des *Polydora* ; B : Zone cavitaire ; C : Zone des *Dodecaceria*.

1 : *Dodecaceria* ; 2 : *Myxicola aesthetica* ; 3 : *Potamilla reniformis* ; 4 : *Polydora* ; 5 : *Saxicave* ; 6 : *Acanthochitona* ; 7 : *Spongiaire*.

Les galeries remarquablement parallèles de *P. coeca* sont groupées par faisceaux de 20 à 100 ; en coupe transversale, chacun de ces ensembles se présente, comme une plage finement et régulièrement ponctuée.

P. giardi, facilement reconnaissable au petit tube rougeâtre prolongeant les orifices de sa galerie, se rencontre par groupes de 5 à 10 individus. A Tisaoson cependant, cette espèce peut se présenter par groupes de 40 à 100 individus.

Les autres espèces sont fréquemment isolées.

Les couches successives de dépôts calcaires recouvrent les anciennes colonies ; on peut alors reconnaître dans les parties profondes la présence passée des *Polydora*.

La surface externe de cette zone est discontinue : de nombreuses lumières mettent en communication les anfractuosités sous-jacentes avec l'extérieur.

C'est également dans cette zone que se trouvent les formes « annexées » au thalle du *Lithophyllum* : *Sabellaria*, *Pomatoceros*, *Mytilus*, *Spirorbis*, etc...

b) Zone cavitaire

J'appellerai zone cavitaire la zone des anfractuosités qui fait suite à la zone des *Polydora*. Les anfractuosités communiquent généralement, rappelons-le, avec l'extérieur. Elles se forment lors de la croissance de l'algue par fusion de bourrelets du thalle et sont souvent érodées et agrandies par les organismes perforants.

Cette zone abrite un grand nombre d'espèces que nous répartirons en trois groupes :

— Faune nageuse : celle-ci groupe toutes les formes mobiles pouvant sortir de l'algue pour mener une vie totalement libre. Elle groupe les Ostracodes, Copépodes, Amphipodes, Nématodes et également les larves de Néreidées, de Syllidées et de Gnathiidés.

— Faunule fixée : les éponges tapissent ou remplissent les cavités ; elles-mêmes abritent *Paragnathia*, *Clunio*, *Dynamene*... Si l'association de l'algue et des éponges est fréquente, par contre la présence de Bryozoaires n'a jamais été observée.

— Faunule rampante : ce sont les formes peu mobiles qui se déplacent plus ou moins sur les parois. Elle comprend, par ordre de fréquence : les Térébellidés, Myxicoles, la totalité des errantes (sauf *L. ninetta*), *Kellia*, *Musculus*, *Caprella*, *Anoplodactylus*, Nématodes, Acariens.

c) Zone des Dodecaceria

La dernière zone en contact direct avec le socle rocheux formant substratum peut être désignée par le nom de zone à *Dodecaceria*. Son contenu apparaît clairement par simple examen de la face inférieure d'un bloc de *Lithophyllum*. Les galeries des *Dodecaceria* ont une section elliptique divisée longitudinalement par une crête médiane de boue fine (Caullery et Mesnil). Fréquemment, elles sont bordées d'un côté par l'algue où elles forment un sillon en « U » et de l'autre par

le socle rocheux. Dans ces conditions, les empreintes peuvent couvrir dans certains échantillons la presque totalité de la surface du thalle calcaire (St-Efflam).

C'est dans cette zone que l'on retrouve *Potamilla reniformis*, dont le tube membraneux et sinueux (Ray Lancaster 1867) court entre le substrat, traverse l'épaisseur de l'algue pour déboucher à l'extérieur, en s'enroulant en crosse.

A ce niveau, en outre, on observe les Saxicaves. Leur galerie, en contact avec le substrat, se termine par une partie oblique qui la met en communication avec l'extérieur.

Une telle distinction en zones superposées a également été faite par certains écologistes (Gilsen, Kuhnelt), dans l'étude des peuplements de substats solides. Ces auteurs distinguent les trois catégories suivantes :

- *Epilithion* ou association superficielle.
- *Mesolithion* ou association des fentes et cavités du substrat.
- *Endolithion* ou association enfoncée dans le substat.

L'application de cette nomenclature au cas de l'association du Lithophyllum conduit à établir les équivalences suivantes :

- *Epilithion* : espèces de surface (*Patella*, *Acanthochitona*).
- *Mesolithion* : c'est ma zone cavitaire.
- *Endolithion* : zone à *Polydora* + zone à *Dodecaceria*.

IV. — DIVERSITÉS GÉOGRAPHIQUES DE L'ASSOCIATION DU LITHOPHYLLUM INCRUSTANS

Lors de l'étude de l'algue en tant que substrat de l'association, on peut signaler de notables variations dans le développement de l'algue, selon les gisements. J'aborderai ici les incidences de ce fait sur la richesse et la composition de la faunule associée.

Je distinguerai deux types généraux autour desquels, on peut grouper approximativement tous les gisements visités (fig. 2).

I. — Type St-Efflam :

1° J'adopterai comme premier type de l'association celui que l'on peut observer aux Roches Rouges de St-Efflam. Le type de St-Efflam se caractérise par des concrétions de *Lithophyllum* ayant une épaisseur ne dépassant pas 4 à 5 cm. Les anfractuosités sont nombreuses et il en résulte que les blocs ne sont pas d'une grande solidité. Ceci est lié à la présence, en ce point, d'un faciès exposé mais non battu.

Le relevé quantitatif (voir le relevé général du second chapitre) fait clairement apparaître la forte proportion de *Dodecaceria* ; c'est en effet la station d'élection de cette espèce qui, souvent, couvre la totalité de la surface inférieure des blocs. Le tableau I nous renseigne

également sur l'abondance des Polychètes d'une façon générale : les conditions éthologiques semblent très favorables à l'installation et au développement de la faunule des Annélides.

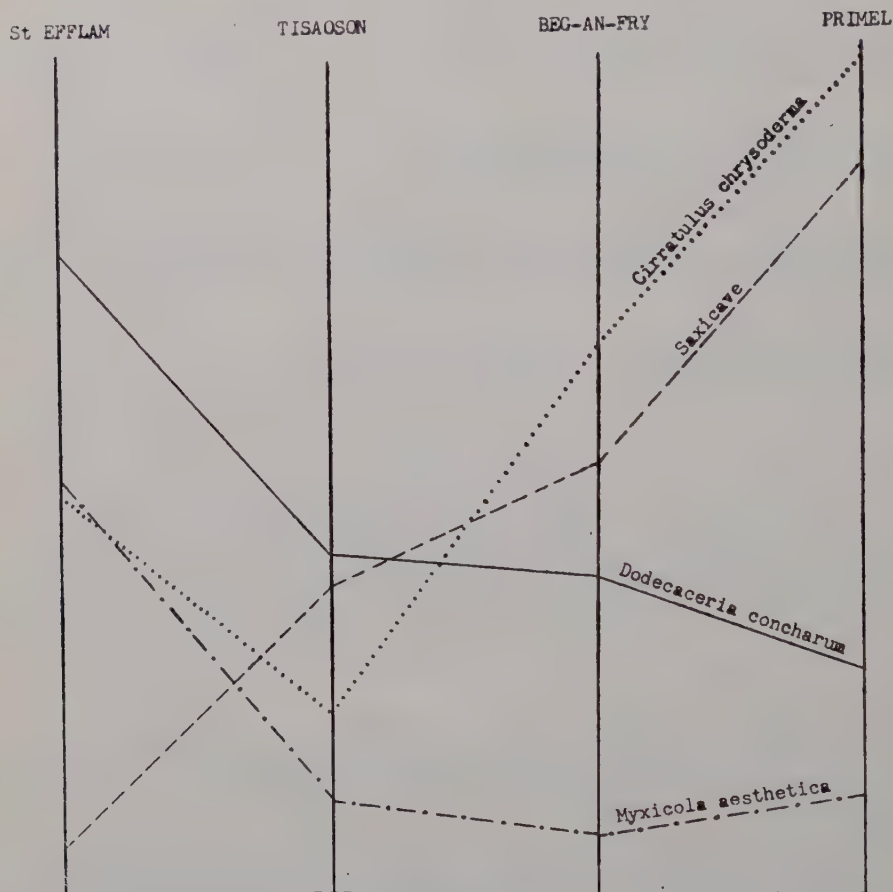


TABLEAU 1

Représentation graphique des variations quantitatives selon le gisement pour 4 espèces caractéristiques de l'association du *Lithophyllum incrustans*.

Tout différent est le cas des Saxicaves. Celles-ci, en effet, y sont peu fréquentes. La minceur du thalle ne permet pas l'établissement des longues galeries de cette espèce perforante.

2° Je rapproche de ce type la catégorie de *Lithophyllum* que l'on rencontre sur la face Nord de l'îlot de Tisaoson, malgré les quelques variantes suivantes :

- a) Les concrétions ne forment pas d'encroûtements continus, mais des massifs coniques isolés, atteignant 5 à 10 cm de diamètre. L'isolement des populations ainsi réalisé entraîne la pauvreté relative de la faunule.

- b) Les *Saxicaves* y sont nombreuses mais de fort petite taille, ce qui correspond à des galeries réduites, compatibles avec la minceur du thalle.
- c) La surface des blocs est complètement occupée par des colonies de *Polydora giardi*, espèce moins fréquente dans les autres gisements.
- d) Les *Patella aspera* y sont de très grande taille (4 à 5 cm) et sont toujours recouvertes de *Lithophyllum* qui peut croître de façon exubérante à la surface de la coquille.



FIGURE 2

Schéma de la variation de l'association selon les gisements.

1 : Type Primel. 2 : Type St-Efflam.

1 : *Polydora* ; 2 : *Saxicave* ; 3 : *Dodecaceria*.

II. — Type Primel :

Dans les cuvettes de la pointe de Primel, les concrétions sont épaisses (5 à 10 cm) et de forme tourmentée en raison de leur rapide croissance. C'est l'aspect caractéristique des faciès battus ou très battus. L'algue y est compacte et certaines parties des blocs sont dépourvues d'anfractuosités, ce qui entraîne la disparition de toute faunule.

Entre les deux types d'association qui viennent d'être séparés, la différence fondamentale réside dans la répartition des *Dodecaceria* : leur nombre est deux à trois fois moindre dans les associations de type Primel que dans les associations de type St-Efflam. D'autre part, ces Polychètes ne garnissent que la périphérie de la surface inférieure des blocs.

Notons ici la curieuse répartition de *Cirratulus chrysoderma* : cette forme méditerranéenne semble préférer les faciès battus ainsi que l'indique la courbe du tableau I.

Je rapporte également à ce type Primel les associations observées sur la face Est de Beg-an-Fry.

NOTA : A titre de complément, j'ai abordé l'étude du *Lithothamnium lenormandi* Aresch, autre Corallinacée encroûtante plus répandue que le *Lithophyllum incrustans*. Le thalle de *Lithothamnium lenormandi* est un revêtement relativement mince dont la faunule est réduite aux *Dodecaceria* et aux *Polydora*. La zonation se trouve

simplifiée d'autant : la face supérieure est percée par les galeries de Polydores qui sont rejetées parallèlement à la surface et non plus perpendiculaires à celle-ci comme dans les types précédents. A la face inférieure de l'algue, les galeries des *Dodecaceria* courent également parallèlement au substrat. Les zones à *Polydora* et à *Dodecaceria* sont ici contiguës et parfois même mal individualisées.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BEAUCHAMP, P. de, 1914. — Les grèves de Roscoff.
- BEAUCHAMP, P. de, 1923. — Etude de bionomie intercotidale, les Iles de Ré et d'Yeu. *Arch. de Zool. exp. et Gén.*, 61.
- BOCQUET, C., STOCK, J.H., BÉNARD, F. 1959. — Description d'une nouvelle espèce remarquable de Lichomolgidae : *Heteranthessius scotti* n.sp. (Copepoda Cyclopoida), *Koninkl. Nederl. Akademie Van Wetenschappen, Amsterdam. Série C*, 62, n° 2.
- CAULLERY, M. et MESNIL, F., 1898. — Les formes épitoques des Cirratulien, *Annales de l'Université de Lyon*.
- DAVY DE VIRVILLE, Ad., 1935. — Recherche sur la flore des flaques du littoral de l'Océan Atlantique et de la Manche.
- DEHORNE, A., 1933. — La schizométamérie et les segments tétragemmes de *Dodecaceria caulleryi* n.sp. *Bulletin Biol. de France et de Belgique*, LXVII.
- DELAMARE DEBOUTEVILLE, C. et BOUGIS, P., 1951. — Recherches sur le trottoir d'algues calcaires effectués à Banyuls pendant le stage d'été 1950. *Vie et Milieu*, Tome II, Fasc. 2.
- HOEK, P.P.C., 1881. — Nouvelles études sur les Pycnogonides. *Arch. de Zool. Exp. et Gén.*, S. I, T. IX.
- KUHNELT, W., 1951. — Contribution à la connaissance de l'endofaune des sols marins durs. *Colloque international du C.N.R.S. sur l'écologie paru dans l'année biologique*.
- LAMI, R., 1931. — Sur l'hétérogénéité saline de l'eau des cuvettes littorales pendant les pluies. *C.R. de l'Acad. des Sc.*
- LAMI, R., 1932. — Micro-attols et micro-récifs frangeants de *Lithophyllum incrustans*. *Revue Algologique*.
- LAMY, Ed., 1921. — Les théories explicatives de la perforation par les Mollusques lithophages. *Leçon faite au Museum Nat. d'Hist. Nat.*
- LEMOINE, Mme P., 1911. — Structure anatomique des Mélobésiées, application à la classification. *Ann. Inst. Océan.*, T II, Fasc. 2.
- MOLINIER, R. et PICARD, R., 1953. — Recherche analytique sur les peuplements littoraux Méditerranéens se développant sur substrat solide. *Recueil des Trav. de la St. Marine d'Endoume*.
- OTTER, G.W., 1929. — Rock-destroying organisms in relation to Coral Reefs. *Great Barrier Reef Expedition 1928-1929, London*.
- PERÈS J.M. et PICARD, R., 1952. — Les corniches calcaires d'origine biologique en Méditerranée Occidentale. *Recueil des Trav. de la St. Marine d'Endoume*.
- PRENANT, M., 1927. — Notes éthologiques sur la faune marine sessile des environs de Roscoff. *Trav. de la St. Biol. de Roscoff*.
- PRENANT, M., 1933. — Géographie des animaux, Paris.
- PRUVOT, G., 1896. — Essai sur les fonds et la faune de la Manche Occidentale (Côtes de Bretagne), comparée à ceux du Golfe du Lion. *Arch. de Zool. Exp. et Gén.*, S. 3, T. V.
- TOPSENT, E., 1887. — Contribution à l'étude des Clionides. *Arch. de Zool. Exp. et Gén.*, S. 2 T. V bis

GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS DE *SPHAEROMA SERRATUM* (F.)

I. — Stabilité du polychromatisme local

par

Charles Bocquet et Georges Teissier

Facultés des Sciences de Caen et de Paris

INTRODUCTION

Nous étudions depuis douze ans la distribution des types de coloration dans les populations d'un Isopode Flabellifère, *Sphaeroma serratum* (Fabricius). Dans toutes les populations examinées jusqu'à présent, sur les côtes de Bretagne, de Normandie ou du Boulonnais, comme sur celles du Pays de Galles ou d'Irlande, du Maroc ou des archipels atlantiques, on rencontre toujours un mélange d'individus diversement colorés. Les mêmes phénotypes peuvent se retrouver en des régions aussi éloignées l'une de l'autre que le Cotentin et les Canaries, mais ils s'y présentent en proportions diverses : sur une même côte et parfois à quelques centaines de mètres de distance, les fréquences des divers types de coloration peuvent varier très largement d'une population locale à une autre.

Dans un premier mémoire, paru en 1951, après deux notes préliminaires, ces types de coloration ont été décrits, figurés et interprétés du point de vue génétique. Nous analysons, en même temps, les structures d'une vingtaine de populations de Sphéromes des côtes de Bretagne. Des recherches ultérieures ont permis d'étudier un grand nombre de stations des côtes atlantiques, européenne et africaine et de définir à cette occasion de nouveaux phénotypes, beaucoup plus rares et plus localisés que les précédents. D'autres études sont en cours, mais il nous semble que le temps est venu de compléter les informations que nous avons déjà données, de préciser et d'interpréter certains faits insuffisamment expliqués, de préparer, enfin, une synthèse de toutes les données statistiques que nous avons pu rassembler.

Le premier point à établir est que l'étude des structures généti-

ques donne des résultats assez précis et assez stables pour que deux populations de *Sphaeroma serratum* puissent être valablement comparées, même si les récoltes correspondantes ont été effectuées à dix ans, ou même probablement à plusieurs dizaines d'années, d'intervalle. Pour étayer cette proposition, nous montrerons, par l'analyse de quelques exemples, qu'une population locale peut être nettement définie par la fréquence des phénotypes qu'elle renferme. Ce fait acquis, nous essaierons, dans un second mémoire, de déterminer le degré de précision que l'on peut attendre de l'estimation des fréquences des gènes responsables des principaux types de coloration.

I. — LES PHÉNOTYPES FONDAMENTAUX

Dé tous les types structuraux de coloration reconnus jusqu'à présent chez *Sphaeroma serratum*, cinq seulement se prêtent à des recherches de génétique des populations. Les autres, difficiles à identifier avec certitude sans un examen très minutieux, et dont le déterminisme génétique est encore mal connu, ne se rencontrent que dans un nombre assez limité de populations, où ils sont d'ailleurs très peu fréquents. Ils peuvent, sans erreur appréciable, être ignorés dans l'étude, déjà suffisamment complexe, que nous poursuivons actuellement.

Les cinq types structuraux majeurs sont conditionnés par le jeu de quatre couples d'allèles indépendants *Dd*, *Ll*, *Oo* et *Ss*, qui constituent une série épistatique. Le phénotype *albicans*, caractérisé par la répartition uniforme des chromatophores sur tout le corps, a une couleur qui varie du gris foncé au blanc jaunâtre suivant les conditions de milieu. A ce phénotype ne correspond qu'un génotype, quadruplement récessif *dd ll oo ss*.

Le phénotype *discretum* a, le plus souvent, un aspect nettement tacheté dû à des concentrations de chromatophores, notamment au bord postérieur de la tête, de certains somites thoraciques et des premiers métamères abdominaux ; chez un petit nombre de *discretum*, ces taches, qui ne sont alors déterminées que par le groupement de quelques chromatophores, sont très peu apparentes ; tous les intermédiaires semblent exister entre des *discretum* très tachetés et très peu tachetés. Les variations de teintes des *discretum* rappellent celles d'*albicans*. A ce phénotype correspondent deux génotypes, les *discretum* étant les triples récessifs *ll oo ss* qui sont en même temps *Dd* ou *DD* (1). Le phénotype *lunulatum* est de teinte gris bleuté, mais présente typiquement une lunule blanche sur le front, un écusson blanc sur le pléotelson et de petites taches blanches latérales aux premier

(1) Il est probable que plusieurs gènes modificateurs de *D* sont responsables des différents états sous lesquels se réalise le phénotype *discretum* dans les populations naturelles. L'analyse génétique de ces modificateurs s'avère presque irréalisable et n'aurait, de toutes manières, qu'un intérêt formel et mineur.

et cinquième segments thoraciques. C'est un double récessif *oo ss*, qui est en même temps *ll* ou *LL* et, indifféremment, *dd*, *Dd* ou *DD*. Le phénotype *ornatum* présente un dessin compliqué rouge plus ou moins brunâtre, donnant au Sphérome un aspect marbré ; il correspond aux récessifs *ss* qui sont en même temps *Oo* ou *OO* et, indifféremment, *ll*, *Ll* ou *LL* et *dd*, *Dd* ou *DD*. Le phénotype *signatum*, enfin se reconnaît par ailleurs aux trois bandes blanches séparées par des régions pigmentées, qui s'étendent le long du thorax, la bande blanche médiane, la plus longue, couvrant ainsi les premiers segments abdominaux. Il correspond à tous les génotypes, théoriquement au nombre de 54, dont la formule comporte *Ss* ou *SS*.

Quatre gènes de couleur au moins, tous dominants, présents dans beaucoup de populations, modifient l'aspect d'un petit nombre d'individus, qui se présentent sous des teintes différentes de celles qui caractérisent la majorité des représentants des mêmes types structuraux. Ces phénotypes particuliers sont parfois difficiles à distinguer les uns des autres et seront, dans ce qui va suivre, qualifiés globalement de « rouges » sans qu'il soit fait mention des types structuraux qui leur correspondent.

Le classement des Sphéromes en six catégories ne présente de difficultés sérieuses qu'en ce qui concerne la séparation d'avec les *albicans* de certains *discretum* peu tachetés. Ces derniers individus ne peuvent alors être déterminés avec certitude que si leurs chromatophores sont complètement contractés, ce qui se produit après un séjour prolongé sur fond blanc. Il existe, malheureusement, des populations qui renferment, en proportion notable, des individus « inadaptables » dont les chromatophores restent toujours partiellement étalés, quelles que soient les conditions d'éclairement. Il peut alors arriver que certains *discretum* clairs soient très difficiles à distinguer des *albicans* foncés. L'erreur systématique ainsi commise est certainement négligeable dans la plupart des cas, mais il est des populations, comme celle de Primel que nous avons étudiée autrefois, où elle devient assez importante pour que l'estimation précise de la fréquence du gène *D* en devienne impossible.

Une deuxième cause d'erreur, analogue à la précédente et ayant les mêmes conséquences qu'elle, résulte du fait que les *discretum* sont toujours plus difficiles à distinguer des *albicans* chez les jeunes que chez les individus plus proches de la maturité sexuelle. On devra donc, par prudence, faire porter tous les dénombrements sur des adultes, condition qui n'est automatiquement réalisée qu'à la fin du printemps ou au début de l'été. L'intérêt de cette précaution ne nous est apparu clairement qu'à la suite d'observations faites sur certaines populations moins faciles à classer correctement que la plupart des autres. Une de ces populations difficiles sera étudiée plus loin.

Une fois le tri achevé, la détermination des fréquences des phénotypes en présence, ne pose plus d'autres problèmes que ceux que soulève inévitablement tout jugement sur échantillons. Les résultats des calculs ne seront utilisables que si l'échantillon étudié peut légitimement être tenu pour représentatif de la population dans laquelle il a été prélevé. Dans le cas des Sphéromes, le procédé le plus sûr consiste à récolter tous les individus existants en un certain nombre

de points de la station. On éliminera ainsi les risques, nullement négligeables pour un animal plus ou moins homochrome avec son milieu, du choix inconscient des mutants les plus visibles.

II. — ÉTUDE DE CINQ POPULATIONS

Les cinq populations étudiées ci-dessous ont été choisies, parmi d'autres qui auraient également pu convenir à cette étude, parce qu'elles présentaient des structures génétiques très dissemblables, parce que nous les connaissions déjà bien pour les avoir étudiées au moins à deux reprises, parce qu'enfin nous étions sûrs de savoir retrouver après dix ans le point exact de nos premières récoltes.

Pour l'une de ces stations, il se présentait une difficulté, à laquelle nous avons déjà fait allusion. Nous avons constaté qu'à Morgat les *discretum* étaient moins fréquents, et les *albicans* plus fréquents en juin qu'en septembre, et nous nous étions demandé s'il n'existait pas en cette station une variation saisonnière de la structure génétique, comparable à quelques-unes de celles que l'on observe dans d'autres espèces. Mais il s'agissait, semble-t-il, d'une erreur technique, les récoltes de septembre renfermant toujours un grand nombre de jeunes, difficiles à classer en *albicans* et *discretum*, et qu'il eut été bon d'écarter des échantillons retenus pour étude. Nous ne pouvons donc utiliser dans ce qui suivra que les chiffres résultant du dénombrement des récoltes de juin.

Pour les autres populations, il ne semble pas que cette cause d'erreur ait pu altérer beaucoup le classement des individus étudiés, soit que les prélèvements aient été faits à des dates où la population ne renfermait pratiquement que des adultes, soit que les jeunes et adultes aient pu être séparés de façon suffisamment exacte. Il se pourrait cependant que certaines irrégularités observées dans la structure phénotypique des premières récoltes faites à Penpoull et à Créach André soient imputables à la présence d'un trop grand nombre d'immatures dans les lots retenus pour étude.

Nous avons déjà constaté pour un certain nombre de populations, comme on l'a vu dans notre travail de 1951, que la fréquence des divers phénotypes n'avait pas changé de façon significative, pendant un laps de temps correspondant à la succession de deux ou trois générations. Le tableau ci-contre montre que huit, neuf, ou onze ans après nos premiers résultats, chacune des populations étudiées avait conservé ses caractéristiques initiales.

Le nombre des individus de chacune des six catégories est donné pour chacune des stations étudiées, par trois échantillons correspondant à autant d'années différentes. Chaque échantillon provient d'une seule récolte, exception faite de ceux qui ont été prélevés en 1948 et 1949 à Penpoull et à Créach André, où les chiffres donnés dans le tableau ont été obtenus en réunissant les résultats de dénombrements effectués sur deux ou trois récoltes faites à des dates différentes.

PENPOULL

	1948		1949		1957		Total	
A	628	593,7	288	315,8	343	349,5	1259	20,48 $\mp$ 0,51
D	1722	1749,9	940	930,8	1049	1030,3	3711	60,36 $\mp$ 0,62
L	53	58,0	32	30,8	38	34,0	123	2,00 $\mp$ 0,18
O	102	90,5	37	48,2	53	53,3	192	3,12 $\mp$ 0,22
S	362	374,9	230	199,4	203	220,7	795	12,93 $\mp$ 0,43
R	32	32,1	15	17,0	21	18,9	68	1,11 $\mp$ 0,13
	2899		1542		1707		6148	

CRÉACH ANDRÉ

	1948		1949		1957		Total	
A	987	976,0	1216	1200,8	821	847,2	3024	34,33 $\mp$ 0,51
D	1524	1530,8	1892	1883,4	1327	1328,8	4743	53,84 $\mp$ 0,53
L	176	179,8	216	221,2	165	156,0	557	6,32 $\mp$ 0,26
O	93	96,8	112	119,1	95	84,1	300	3,41 $\mp$ 0,19
S	41	40,4	38	49,6	46	35,0	125	1,42 $\mp$ 0,13
R	22	19,4	24	23,8	24	16,8	60	0,68 $\mp$ 0,09
	2843		3498		2468		8809	

ROSCANVEL

	1948		1950		1959		Total	
A	68	79,1	207	199,3	113	109,6	388	7,17 $\mp$ 0,35
D	876	853,9	2141	2149,3	1168	1181,8	4185	77,34 $\mp$ 0,57
L	59	61,0	147	153,6	93	84,4	299	5,53 $\mp$ 0,31
O	13	14,5	39	36,5	19	20,0	71	1,31 $\mp$ 0,15
S	22	31,0	80	78,1	50	42,9	152	2,81 $\mp$ 0,22
R	66	64,5	165	162,3	85	89,2	316	5,84 $\mp$ 0,32
	1104		2779		1528		5411	

CONCARNEAU

	1948		1950		1959		Total	
A	460	455,0	680	686,1	428	426,9	1568	32,97 $\mp$ 0,68
D	495	484,0	719	729,8	454	454,2	1668	35,07 $\mp$ 0,69
L	221	224,9	334	339,1	220	211,0	775	16,29 $\mp$ 0,54
O	99	103,3	167	155,8	90	96,9	356	7,49 $\mp$ 0,38
S	91	99,8	160	150,5	93	93,7	344	7,23 $\mp$ 0,37
R	14	13,1	21	19,7	10	12,2	45	0,95 $\mp$ 0,14
	1380		2081		1295		4756	

MORGAT

	1949		1950		1957		Total	
A	673	692,3	1939	1920,7	729	728,0	3341	57,64 $\mp$ 0,66
D	501	486,7	1337	1350,4	511	511,9	2349	40,53 $\mp$ 0,65
L	24	19,9	53	55,2	19	20,9	96	1,66 $\mp$ 0,17
O	3	2,1	3	5,7	4	2,2	10	0,17 $\mp$ 0,06
	1201		3332		1263		5796	

A : *Albicans* ; D : *Discretum* ; L : *Lunulatum* ;
O : *Ornatum* ; S : *Signatum* ; R : *Rouges*.

Les fréquences moyennes de chacun des six phénotypes, calculées sur l'effectif total des trois échantillons provenant d'une même station ont été multipliées par 100 et portées, en égyptienne, dans la dernière colonne du tableau. Elles sont accompagnées de leur écart-type, calculé comme à l'ordinaire, en opposant successivement chacun des phénotypes à l'ensemble des cinq autres. On remarquera, à ce propos, que les marges d'incertitude ainsi estimées ne sont pas indépendantes, puisque la somme des fréquences doit être nécessairement égale à l'unité. Ces écarts-types ne sont d'ailleurs donnés ici que pour permettre au lecteur de constater, d'un simple coup d'œil, que les cinq populations étudiées ont des structures génétiques essentiellement différentes, et ne seront pas utilisés dans les calculs ultérieurs (1).

L'effectif théorique de chaque génotype a été calculé d'après les fréquences moyennes, pour tous les échantillons étudiés, en supposant que la structure génétique des populations étudiées est restée stable et que les écarts observés sont purement fortuits. On voit que les chiffres calculés, portés en italique sur le tableau, diffèrent le plus souvent assez peu des chiffres observés, écrits à leur gauche en romain. Un test d'homogénéité classique permet de préciser, en un seul calcul, le degré de compatibilité ou d'incompatibilité des trois échantillons prélevés successivement dans chacune des populations. Il montre clairement que, s'il s'est produit, entre 1948 ou 1949 et 1955 ou 1957, des variations de structure génétique dans l'une ou l'autre des cinq stations étudiées, celles-ci sont d'une amplitude trop faible pour pouvoir être décelées par l'étude d'un échantillon de 1.000 ou 2.000 individus.

La grandeur statistique permettant de juger de la concordance ou de la discordance de deux distributions, l'une observée, l'autre calculée à partir de certaines hypothèses, est la somme pondérée des carrés des écarts entre fréquences observées et fréquences calculées, le poids de chaque terme de cette somme étant l'inverse de la fréquence théorique correspondante. La valeur de cette somme toujours représentée par le symbole χ^2 permet, tenu compte du nombre de classes dans lesquelles les individus ont été répartis de déterminer la valeur de la probabilité qu'un écart, égal ou supérieur à celui qui a été observé, puisse être produit par des causes purement fortuites. Si cette probabilité n'est pas trop faible, il n'y a, dans les résultats de l'étude, aucun élément permettant de suspecter la validité des hypothèses qui sont intervenues dans le calcul des fréquences théoriques.

La comparaison de plusieurs échantillons peut être faite par la même méthode et, dans le cas qui nous occupe, l'hypothèse à éprouver est celle de la stabilité des structures géniques des populations étudiées. Les χ^2 obtenus devront être interprétés en tenant compte du nombre de « degrés de liberté », égal ici à 10, produit du nombre de phénotypes diminué de 1, par le nombre d'échantillons diminué également de 1.

Les valeurs de χ^2 sont respectivement égales pour Penpoull, Créach André, Roscanvel et Concarneau, à 17,44 ; 10,93 ; 8,46 et 4,45, chiffres qui correspondent pour 10 degrés de liberté à des probabilités de 0,065 ; 0,36 ; 0,58 et 0,92. Pour Morgat où n'existent que quatre phénotypes, χ^2 est égal à 5,63 avec 6 degrés de liberté, la probabilité correspondante était 0,47. Les

(1) Rappelons à ce propos que, lorsque les fréquences sont faibles, les erreurs ne sont pas réparties symétriquement autour de la valeur estimée, les limites supérieure et inférieure de l'intervalle de confiance devant être calculées séparément.

ornatum étant représentés par un très petit nombre d'individus dans chaque échantillon, il est préférable de les compter avec les *lunulatum*, eux-mêmes assez peu nombreux, et de faire le test d'homogénéité sur trois catégories seulement d'individus, les A, les D et les O + L ; le χ^2 devient alors égal à 2,82 avec 4 degrés de liberté, la probabilité correspondante étant de 0,59.

Un test d'homogénéité étant réputé satisfaisant lorsque la probabilité est comprise entre 0,05 et 0,95, nous pouvons conclure de ces calculs que l'hypothèse de la stabilité génétique n'est contredite par l'observation pour aucune des cinq populations étudiées. Cette affirmation peut être précisée, si l'on veut bien admettre que nos cinq populations constituent un échantillon représentatif de l'ensemble des populations de Sphéromes bretons, l'hypothèse à éprouver étant celle de la stabilité des structures génétiques locales sur les côtes de la presqu'île armoricaine. La probabilité calculée à partir des chiffres précédents est de 0,45, résultat qui autorise à admettre, jusqu'à plus ample informé, que la succession d'une dizaine de générations n'amène aucun changement perceptible dans ces structures, si diverses qu'elles puissent être.

Il n'est pas sans intérêt de comparer deux à deux les trois prélèvements faits dans chaque localité. En les numérotant I, II et III dans l'ordre chronologique, on trouve alors, pour les comparaisons I-II, I-III et II-III, les valeurs de probabilité ci-dessous :

Penpoull	: 0,03 pour I-II ; 0,13 pour II-III ; 0,56 pour I-III.
Créach André	: 0,87 pour I-II ; 0,08 pour II-III ; 0,44 pour I-III.
Roscanvel	: 0,41 pour I-II ; 0,83 pour II-III ; 0,24 pour I-III.
Concarneau	: 0,75 pour I-II ; 0,78 pour II-III ; 0,93 pour I-III.
Morgat	: 0,24 pour I-II ; 0,92 pour II-III ; 0,58 pour I-III.
	et pour l'ensemble des cinq localités :
	: 0,25 pour I-II ; 0,40 pour II-III ; 0,71 pour I-III.

On constate assez curieusement que, dans l'ensemble, les concordances les plus satisfaisantes s'observent entre les échantillons les plus éloignés dans le temps.

III. — COMMENTAIRES

Les constatations qui précèdent autorisent quelques remarques.

Sphaeroma serratum est une espèce commune dans la zone littorale où elle occupe, dans les endroits rocheux et abrités du choc direct des vagues, une bande très étroite, correspondant à peu près au niveau des hautes mers de morte-eau. Sur les côtes atlantiques, ces Sphéromes restent émergés pendant la plus grande partie de leur vie et doivent chercher, sous les pierres ou dans les anfractuosités de la roche, une défense contre la dessiccation et la lumière. Mais ces refuges ne leur assurent pas une protection complète contre les intempéries, et les conditions dans lesquelles ils se trouvent placés diffèrent beaucoup d'un point à l'autre de leur domaine, qui s'étend sur plus de 30° de latitude, et comporte des fonds très variés, différemment exposés à la lame, et plus ou moins ensoleillés. Il en résulte tout naturellement que, même si l'on tient pour démontré que les populations de Sphé-

romes des côtes bretonnes sont actuellement stables, il reste possible que des changements se soient produits au cours des dernières années, dans l'une ou l'autre des innombrables populations réparties le long de quelques milliers de kilomètres de rivages. Cette remarque faite, et tenu compte du fait qu'entre 1948 et 1959, les conditions météorologiques ont très largement varié d'une année à l'autre, on doit tenir pour acquis que les populations de *Sphaeroma serratum* sont génétiquement beaucoup plus stables que d'autres populations, suivies pendant des laps de temps comparables, dans plusieurs groupes d'Insectes.

Les facteurs de cette stabilité restent encore presque entièrement à découvrir, à cela près qu'il est certain que l'effet Wright, sous sa forme classique, n'intervient pas de façon perceptible dans le phénomène que nous étudions. Les populations de Sphéromes sont, en effet, très denses, et les moins étendues de celles que nous avons suivies comptent généralement plusieurs dizaines de milliers d'individus. Ce seul fait suffit à rendre impossible une dérive génique de quelque importance et autorise à tenir pour négligeable, dans le cas qui nous occupe, un facteur qui peut jouer un rôle décisif dans l'évolution de la structure génétique de certaines espèces terrestres, dont les colonies ont un effectif beaucoup plus limité, comme les *Cepaea nemoralis*.

C'est dans la génétique humaine que nous trouverions, assez paradoxalement, les points de comparaison les plus utiles. L'étude de la répartition géographique des groupes sanguins révèle, en effet, que toute population humaine homogène est caractérisée par une « constellation de caractères » sanguins qui lui est propre, mais qu'il existe aussi des « races sérologiques », réunissant un nombre plus ou moins grand de populations locales ; que le polymorphisme sanguin est beaucoup plus marqué dans certaines races que dans d'autres ; qu'il existe des génotypes universels ou très répandus alors que d'autres sont très rares ou limités à des populations très particulières ou très localisées ; que pour certains gènes enfin, on peut reconnaître l'existence de clines parfaitement nets. Tous ces faits ont leurs équivalents exacts chez les Sphéromes.

La stabilité de ces structures sanguines au cours d'un nombre suffisant de générations successives, ne pourra pas être prouvée directement avant très longtemps, mais l'étude de populations « déplacées » dont l'origine est exactement connue et dont les migrations, volontaires ou involontaires, sont assez anciennes, a permis d'admettre avec un très haut degré de vraisemblance que depuis une dizaine de générations ou plus longtemps les structures génétiques en question n'ont pas changé.

Les facteurs de cette stabilité ne sont pas connus avec plus de certitude que ceux qui sont à l'origine de la diversification des races humaines, et toutes les hypothèses qui ont été faites pour interpréter ce polymorphisme sont encore sujettes à controverses. Nous aurons à les examiner lorsque nous nous occuperons du même problème, en ce qui concerne les *Sphaeroma serratum*.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BOCQUET, C., LÉVI, C. et TEISSIER, G., 1950, a. — Déterminisme génétique des types de coloration chez *Sphaeroma serratum* (Isopode Flabellifère). *C.R. Acad. Sc.*, 230, pp. 871-873.
- BOCQUET, C., LÉVI, C. et TEISSIER, G., 1950, b. — Distribution des types de coloration dans quelques populations de *Sphaeroma serratum* des côtes de Bretagne. *C.R. Acad. Sc.*, 230, pp. 1004-1006.
- BOCQUET, C., LÉVI, C. et TEISSIER, G., 1951. — Recherches sur le polychromatisme de *Sphaeroma serratum*. *Arch. Zool. Exp. Gén.* 87, pp. 245-297.
- BOCQUET, C., 1960. — Sur un phénotype nouveau *marmoratum* de l'espèce *Sphaeroma serratum* (F.) des côtes occidentales d'Afrique. *Crustaceana*, 1, pp. 34-38.
- BOCQUET, C. et HOESTLANDT, H., 1959. — Sur quelques phénotypes de structure nouveaux de *Sphaeroma serratum* (F.), provenant des côtes méridionales de l'Atlantique Nord. *Arch. Zool. Exp. Gén.* 98, N. et R. pp. 1-12.
- BOCQUET, C. et LEJUEZ, R., 1958, a. — Sur un gène nouveau, *luteum*, de l'Isopode *Sphaeroma serratum* (Fabricius). *C.R. Acad. Sc.* 247, pp. 720-723.
- BOCQUET, C., et LEJUEZ, R., 1958, b. — Relations entre les gènes *luteum*, *signatum* et *rubrum*, chez l'Isopode *Sphaeroma serratum* (F.). *C.R. Acad. Sc.* 247, pp. 1243-1246.
- HOESTLANDT, H., 1952. — Sur le polychromatisme de populations de *Sphaeroma serratum* le long des côtes d'Irlande. *C.R. Acad. Sc.*, 235, pp. 1052-1054.
- HOESTLANDT, H., 1954. — Recherches complémentaires sur le polychromatisme de populations de *Sphaeroma serratum* le long des côtes d'Irlande. *C.R. Acad. Sc.*, 238, pp. 2360-2362.
- HOESTLANDT, H., 1955. — Etude de populations de *Sphaeroma serratum* le long du littoral de la Grande-Bretagne. *C.R. Acad. Sc.*, 240, pp. 916-919.
- HOESTLANDT, H., 1956, a. — Examen de populations de *Sphaeroma serratum* sur les côtes de la Péninsule Ibérique. *C.R. Acad. Sc.*, 243, pp. 1561-1563.
- HOESTLANDT, H., 1956, b. — Etude de populations de *Sphaeroma serratum* sur les côtes de l'archipel des Açores. *C.R. Acad. Sc.*, 243, pp. 1680-1683.
- HOESTLANDT, H., 1957. — Aspects phénotypiques de populations de *Sphaeroma serratum* sur les côtes de Madère, des Canaries et du Maroc Atlantique. *C.R. Acad. Sc.*, 245, pp. 2410-2413.
- HOESTLANDT, H., 1958. — Répartition des races polychromatiques d'un Isopode marin, *Sphaeroma serratum* sur les côtes des Îles Atlantiques. *XVth Intern. Congress of Zool.* Papers read in title : 10.
- HOESTLANDT, H., 1958. — Comparaison des fréquences raciales d'un Crustacé littoral, *Sphaeroma serratum*, aux Canaries et sur d'autres côtes Atlantiques, insulaires ou continentales. *Anuario de Estudios atlánticos*, 4, n° 17, 56.
- HOESTLANDT, H. et TEISSIER, G., 1952. — Sur le polychromatisme des *Sphaeroma serratum* du littoral boulonnais. *C.R. Acad. Sc.*, 234, pp. 667-669.
- LEJUEZ, R., 1958. — Sur le polychromatisme de *Sphaeroma serratum* (Fabr.) le long du littoral occidental du Cotentin. *C.R. Acad. Sc.*, 247, pp. 659-661.

DIFFÉRENCIATION SPÉCIFIQUE ET INTRA-SPÉCIFIQUE, PAR RAPPORT A L'HABITAT, DE SYLLIDIENS DE LA MANCHE ET DE LA MÉDITERRANÉE

par

Giuseppe Cognetti

Institut de Zoologie de l'Université de Modène (Italie)

REMARQUES A PROPOS DES HABITATS DES SYLLIDIENS

Si l'on considère les diverses espèces de Syllidiens, on voit que leur degré de fidélité aux habitats est très différent. Il est donc possible de distinguer dans ce groupe des formes eurytopes et des formes plus ou moins sténotopes.

Dans la Méditerranée, les espèces de Syllidiens sont fréquemment liées à des types de fond très faciles à caractériser (Cognetti, 1957) ; il en résulte donc une différenciation assez marquée de leur distribution, tandis que dans la Manche, ce phénomène se vérifie moins bien.

On sait que dans la Méditerranée, la forte transparence des eaux permet une distribution de végétation benthonique, depuis la ligne de rivage jusqu'à une profondeur de plus de cent mètres. Dans l'étage infra-littoral on remarque, en règle générale, le passage graduel de peuplements d'algues photophiles à des peuplements d'algues sciaphiles. Les prairies de *Posidonia*, au contraire, vont en général de la ligne de rivage jusqu'à la limite inférieure des peuplements végétaux denses. L'étage circalittoral commence généralement au-delà de trente mètres de profondeur. Il est caractérisé par la présence exclusive de peuplements végétaux sciaphiles surtout représentés par des algues calcaires (Pérès, 1957). Sur la vaste bande circalittorale, dans la Méditerranée, on distingue de nombreuses biocénoses récemment décrites par Pérès et Picard (1955) et que j'ai moi-même groupées dans un récent travail (Cognetti, 1957), par rapport à la distribution des Syllidiens, dans les formations coralliennes de l'horizon supérieur (première zone des coralliennes), de l'horizon inférieur (deuxième zone des coralliennes) et des fonds à *Peyssonelia* décrits par Parenzan (1931).

Dans la Manche au contraire, les algues disparaissent rapidement au-dessous de 25 mètres ; elles n'atteignent une profondeur de 45 m

que dans quelques zones où les eaux sont le plus limpides (Ernst, 1955). Il en résulte que les peuplements d'algues, même s'ils sont pareillement différenciés, comme nous le montre Ernst dans son travail, sont en général moins espacés et moins isolés que ceux de la Méditerranée, surtout à la limite inférieure de la végétation dense. L'étage circalittoral, en effet, est pratiquement réduit à une bande étroite. Donc les biocénoses qu'on individualise facilement dans la large bande circalittorale méditerranéenne, se présentent dans la Manche, sinon superposées, du moins rapprochées d'une manière très étroite. Et si, peut-être, on ne peut pas parler au sujet de la Manche, d'une plus petite différenciation des peuplements végétaux, il est cependant certain qu'il existe une plus petite différenciation écologique des espèces de Syllidiens qui vivent entre les algues et les phanérogames.

REMARQUES A PROPOS DE LA DIFFÉRENCIATION SPÉCIFIQUE DES SYLLIDIENS

D'après mes recherches, il résulte que les Syllidiens présentent dans quelques groupes, une différenciation spécifique peu abondante et une grande variabilité intra-spécifique. En effet les exemples de sous-espèces écologiques et géographiques que j'ai décrites ou mises en évidence, sont nombreux (Cognetti, 1955, 1957). Au moyen des données dont je disposais, j'ai pu par conséquent établir que certaines espèces considérées jusqu'à présent comme présentant une très vaste distribution, ne sont pas monotypiques mais polytypiques, ou bien qu'elles constituent réellement des cycles d'espèces. Pour arriver à ces conclusions, on a dû s'en rapporter à la variété des milieux du Golfe de Naples, en relation avec la distribution des Syllidiens.

A la suite d'une série de recherches faites à la Station Biologique de Roscoff, où les Professeurs Teissier et Drach ont eu la gentillesse de m'accueillir, j'ai pu mettre en évidence un exemple très clair de différenciation spécifique dans le groupe de *Syllis prolifera*, par rapport à la distribution des groupes de la Manche et de la Méditerranée. Il ne me semble pas, jusqu'à présent, que des cas de ce genre aient été signalés chez les animaux marins.

LE GROUPE DE SYLLIS PROLIFERA DANS LA MANCHE ET DANS LA MÉDITERRANÉE

Dans la Méditerranée, *Syllis prolifera*, *S. hyalina* et *S. variegata* sont trois bonnes espèces qui se distinguent par des caractères morphologiques très nets (Cognetti, 1957). On distingue *S. prolifera* de *S. hyalina* soit à cause des cirres bien plus longs (plus de 25 articulations alors que, dans la deuxième espèce, ils comportent au contraire

un nombre d'articulations inférieur à 10), soit à cause du pharynx court et gros chez *Syllis prolifera* et au contraire très allongé chez *Syllis hyalina*. Les soies simples des segments postérieurs qui se terminent par une seule pointe dans le cas de *S. prolifera*, sont légèrement bifides chez *S. hyalina*. *Syllis variegata* présente des caractères intermédiaires entre les deux espèces précédentes, c'est-à-dire des cirres longs et un long pharynx, des soies simples, indistinctement bifides. Les dessins rougeâtres en forme d'hexagones qu'on remarque constamment sur les segments du dos, permettent de distinguer nettement *Syllis variegata* de *S. prolifera* et de *S. hyalina*.

Syllis prolifera est localisée entre les algues mésolittorales et celles de l'horizon supérieur de l'étage infralittoral. Elle ne descend pas à de plus grandes profondeurs.

Syllis hyalina est très rare ou manque complètement dans le milieu où vit *S. prolifera*. Elle est au contraire fréquente sur les fonds à *Posidonia* de l'horizon inférieur de l'étage infralittoral et entre les algues de l'étage circalittoral. Dans ces milieux, les individus présentent très fréquemment des petits points rouges sur les segments du dos de la région du pharynx, tandis que ceux des zones moins profondes en sont toujours dépourvus. Sur l'horizon inférieur de l'étage circalittoral et dans l'étage épibathial, presque tous les individus présentent cette coloration caractéristique qui n'est cependant pas accompagnée d'autres modifications morphologiques.

Syllis variegata vit au contraire sur l'horizon inférieur de l'étage infralittoral et sur l'horizon supérieur de l'étage circalittoral et dans l'épibathial, les individus de cette espèce ne présentent plus sur leur dos les dessins rougeâtres caractéristiques : la pigmentation est limi-

Explication de la figure I

On a schématisé ici les différenciations spécifique et subspécifique dans le groupe de *Syllis prolifera* en relation avec la distribution différente dans les fonds marins.

Les lignes minces pointillées indiquent la distribution écologique des espèces, les lignes plus marquées limitent l'ampleur des étages définis suivant les derniers critères énoncés par Perès (1957) ; dans la Manche, ces zones se présentent, sauf naturellement la zone mésolittorale, en bandes d'une épaisseur bien plus petite que dans la Méditerranée.

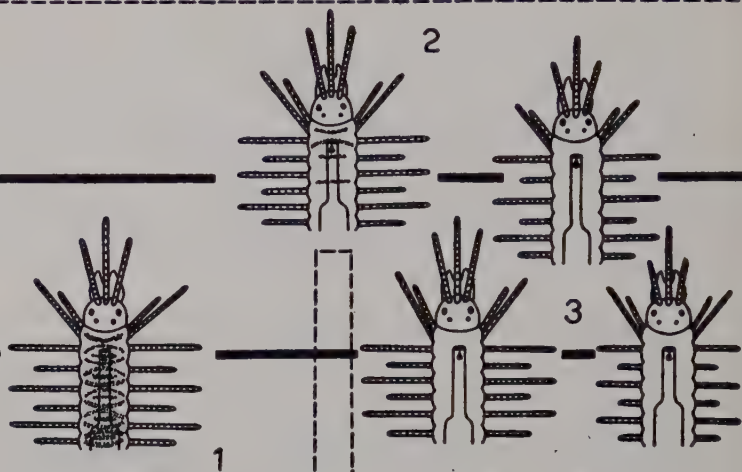
Dans le tableau de gauche sont représentés la forme atlantique de *Syllis variegata* (*Syllis atlantica lineata*) (1), les trois phénotypes les plus caractéristiques de *S. prolifera* (*Syllis atlantica atlantica*) (3) et un individu présentant des caractères intermédiaires entre *S. atlantica atlantica* et *S. atlantica lineata* (2). Comme on peut parfaitement le remarquer, à la différence de *Syllis atlantica lineata*, *S. atlantica atlantica* ne s'étend pas à l'étage circalittoral.

Dans le tableau de droite on a représenté la différenciation que les formes susdites ont subie dans la Méditerranée. *Syllis prolifera* (4) se montre bien différenciée par rapport à *S. hyalina* (7) et à *S. variegata* (5) et elle n'existe que dans les étages mésolittoral et infralittoral. *S. hyalina*, au contraire, descend jusqu'à la zone épibathiale en présentant, à mesure que la profondeur augmente, les petits points rouges caractéristiques à côté de phénotypes n'ayant aucune trace de cette pigmentation (8). Sur l'horizon inférieur de l'étage circalittoral et sur l'étage épibathial, le phénotype à petits points rouges remplace complètement l'autre phénotype sans coloration (9). *Syllis variegata variegata*, en profondeur, est représenté par la sous-espèce *profunda* (6).

MANCHE

CIRCALITTORAL INFRA-LITTORAL MESOLITTORAL

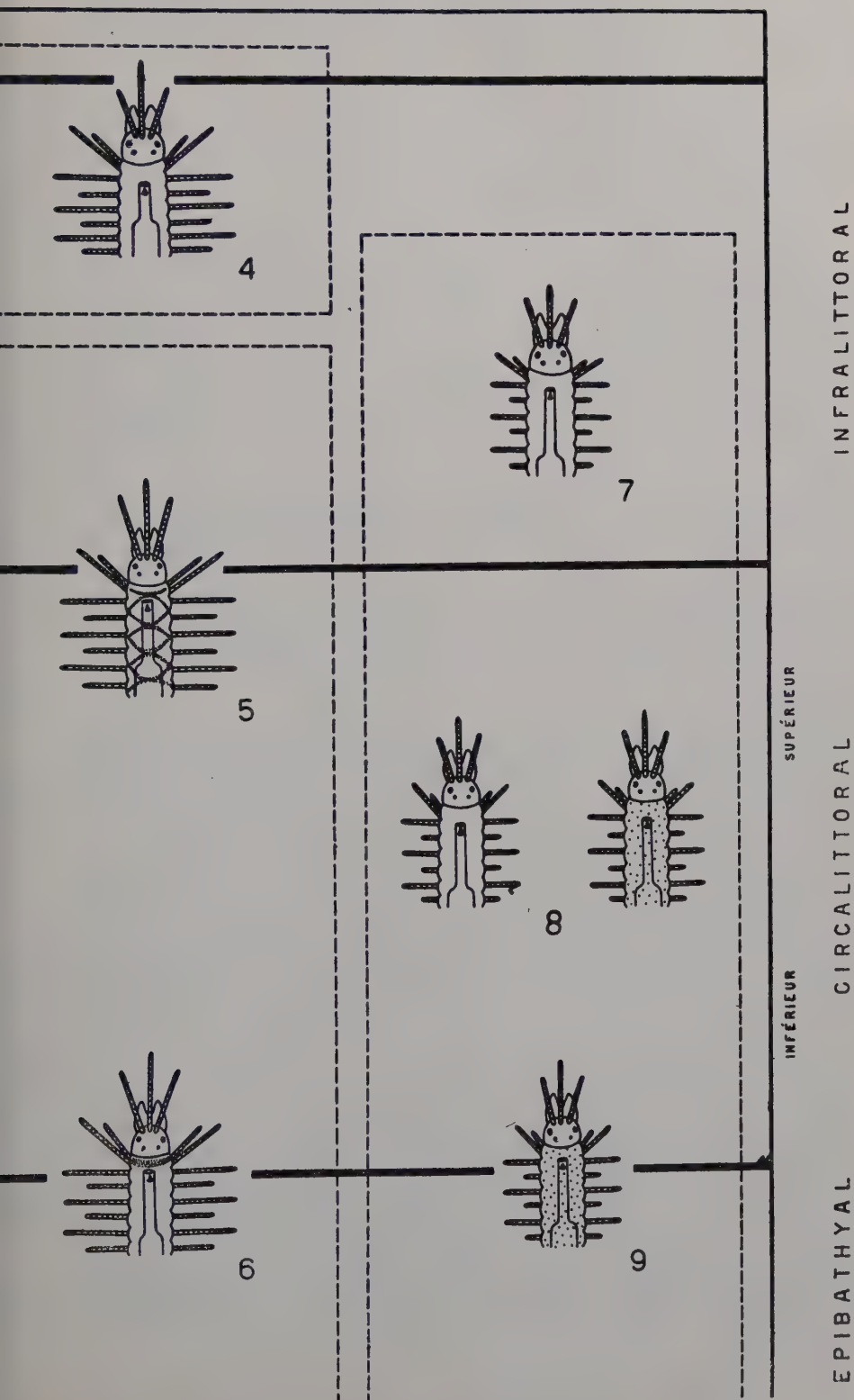
EPIBATHYA



SPÉCIATION DANS LE GROUPE DE SYLLIS PROLIFERA

1 - *S. atlantica lineata*2 - Forme intermédiaire entre *S. atlantica lineata* et *S. atlantica atlantica*3 - Les phenotypes de *S. atlantica atlantica*4 - *S. prolifera*5 - *S. variegata variegata*6 - *S. variegata profunda*7,8,9 - Les différentes phenotypes de *S. hyalina* aux différentes profondeurs

MÉDITERRANÉE



tée à une seule bande comprise entre le prostomium et le premier segment. Les deux peuplements ne se mélangent pas et ne présentent pas de phénotypes intermédiaires. Il s'agit évidemment de deux sous-espèces écologiques que j'ai appelées *Syllis variegata variegata* et *S. variegata profunda* (Cognetti, 1957).

Dans la Manche, les cinq formes décrites se réduisent à deux dont la première présente des caractères intermédiaires entre *Syllis prolifera* et *S. hyalina* et la seconde des caractères qui ressemblent beaucoup à ceux que possède *Syllis variegata variegata*.

Dans le cadre de la première espèce, les individus présentent un polymorphisme très accentué. Les caractères morphologiques qui servent à distinguer dans la zone méditerranéenne *Syllis prolifera* de *S. hyalina* se trouvent ici réunis avec les mêmes phénotypes ; il est par conséquent impossible de distinguer ces deux espèces. Le pharynx et les cirres de ces individus sont de longueur variable et les soies simples des segments postérieurs, tantôt se présentent réunies en une seule pointe, tantôt restent bifides d'une façon plus ou moins accentuée. Il s'agit donc d'une seule espèce ; elle occupe l'étage mésolittoral, infralittoral et circalittoral.

L'autre forme présente comme *Syllis variegata* les dessins dorsaux caractéristiques avec cependant un aspect différent (fig. 1). Les autres caractères morphologiques sont les mêmes. Cette espèce est distribuée de l'étage mésolittoral et de l'infra-littoral jusqu'à l'étage épibathial. Quelques individus appartenant à ces peuplements de l'étage mésolittoral et de l'étage infra-littoral, présentent parfois les dessins rougeâtres moins accentués et limités aux premiers segments. Ils ne se retrouvent pas chez les peuplements des étages situés au-dessous.

Suivant Allen (1915), qui n'a examiné évidemment que du matériel d'origine atlantique, *Syllis prolifera* et *Syllis hyalina* devraient être considérés comme une seule espèce. Fauvel (1923) proposa même de réunir dans une espèce unique (*Syllis prolifera* qui a la priorité), non seulement *Syllis hyalina* mais aussi *Syllis variegata*.

Il est indiscutable que dans la Manche *Syllis prolifera* et *Syllis hyalina* appartiennent à une seule espèce. En effet, elle a gardé, par rapport aux formes méditerranéennes, une physionomie spéciale caractérisée par le polymorphisme. Je propose donc de l'appeler *Syllis atlantica*. Les individus appartenant à *Syllis variegata* sont nettement différents de celle-ci. Pourtant on ne doit pas exclure qu'il puisse exister un échange génique entre ces derniers individus et ceux qui appartiennent à *Syllis atlantica*, lesquels, à part la coloration, présentent les mêmes caractères morphologiques, c'est-à-dire un pharynx et des cirres longs. La présence de phénotypes avec les dessins caractéristiques rougeâtres incomplets et plus ténus confirmerait cette hypothèse. Mais, étant donné que dans les zones situées au-dessous n'existent aucun des phénotypes présentant des caractères aussi intermédiaires que ceux dont je viens de parler et que la distribution écologique de cette forme est bien plus vaste que celle de *Syllis atlantica*, on peut la qualifier de sous-espèce de *Syllis atlantica* ; je la nommerai *Syllis atlantica lineata*. Elle se rapproche à son tour de *Syllis variegata variegata* de la Méditerranée dont elle ne se distingue,

comme nous l'avons déjà dit, que par la forme des dessins rougeâtres du dos. L'existence de formes de transition entre *Syllis atlantica atlantica* et *S. atlantica lineata* conduit à classer cette dernière dans le groupe de l'*atlantica* plutôt que dans le groupe de la *variegata* avec laquelle pourtant elle aurait de plus fortes ressemblances.

CONCLUSIONS

Pour finir, nous pouvons affirmer que, dans le Golfe de Naples, existent cinq formes du groupe de *Syllis prolifera* qu'on peut diviser en deux espèces et en trois sous-espèces. A cette différenciation si nette dans le groupe de la Méditerranée correspond dans la Manche une différenciation en deux sous-espèces de la seule espèce *Syllis atlantica* qui présente des caractères communs avec les deux espèces de la mer Méditerranée. Même si l'on peut constater que toutes ces formes n'appartiennent qu'à un seul cycle d'espèces, il est impossible de reconstruire les échanges génétiques fort complexes qui existent sans doute entre les différentes formes ; c'est pour cette raison que la nomenclature qui vient d'être proposée a un caractère tout à fait provisoire.

Il faut ensuite souligner que, dans la Méditerranée, les espèces ont la possibilité de peupler des secteurs écologiques plus étendus et plus variables à cause de la plus grande étendue de la bande des algues du littoral ; ce qui rend plus facile la variation des fréquences géniques et par conséquent, la constitution des sous-espèces et des espèces. Dans la Manche, au contraire, le peu d'épaisseur de la zone habitable par les Syllidiens n'a évidemment pas permis la ségrégation des génotypes dans des populations ayant une structure génétique différenciée. Ce fait revêt une signification particulière si on le met en relation avec ce qu'on a remarqué depuis longtemps, c'est-à-dire que le nombre des espèces du littoral de la Méditerranée est bien plus riche que celui des espèces de la Manche (Bacci, 1946 ; Drach, 1951).

Mes remarques ont permis d'analyser ce phénomène considéré en rapport avec les conditions écologiques du fond, du point de vue de la formation des entités systématiques plus petites dans un grand cycle d'espèces.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ALLEN, E.J., 1915. — Polychaeta of Plymouth and the South Devon coast. *J. Mar. Biol. Ass. Plymouth*, 10, pp. 592.
- BACCI, G., 1946. — Ricerche sulle zoocenosi bentoniche del Golfo di Napoli. I La Secca di Benda Palummo. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 20, pp. 158-178.
- COGNETTI, G., 1955. — I Sillidi dal punto di vista ecologico e zoogeografico. *Boll. Zool. Napoli*, 22, pp. 225-227.
- COGNETTI, G., 1957. — I Sillidi del Golfo di Napoli. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 30, pp. 1-100.

- DRACH, P., 1951. — In *Océanographie méditerranéenne, Suppl. 2 à Vie et Milieu*, p. 31.
- ERNST, J., 1955. — Sur la végétation sous-marine de la Manche d'après des observations en scaphandre autonome. *C.R. Ac. Sc. Paris*, 241, pp. 1066-1068.
- FAUVEL, P., 1923. — Poychètes errantes. *Faune de France*.
- PARENZAN, P., 1931. — Su una particolare associazione biologica del fondo marino a *Peyssonelia polymorpha*. *Boll. Soc. It. Biol. Sp.*, 6, pp. 1-9.
- PERÈS, J.-M., 1957. — Le problème de l'étagement des formations benthiques. *Trav. St. Mar. Endoume*, 12, pp. 1-21.
- PERÈS, J.-M., et PICARD, J., 1955. — Biotopes et biocénoses de la Méditerranée comparés à ceux de la Manche et de l'Atlantique Nord-Oriental. *Arch. Zool. Exp. Gen.* 92, pp. 1-70.

Achevé d'imprimer
sur les presses de
l'imprimerie PRIEUR & ROBIN
7, Cité de Gênes, Paris-20°
— le 18 Mai 1960 —

Dépôt légal n° 24.830
2° trimestre 1960

Cahiers de Biologie Marine

Tome I — N° I

SOMMAIRE

	Pages
BOILLOT, G. — La répartition des fonds sous-marins au large de Roscoff (Finistère)	3
ZUCKERKANDL, E. — Y a-t-il plus d'un « espace extracellulaire » chez les Crustacés Décapodes ?	25
RULLIER, F. — Développement de <i>Salmacina dysteri</i> (Huxley)	37
LÉVI, C. — Les Démosponges des Côtes de France. - I. Les Clatriidae	47
BÉNARD, F. — La faunule associée au <i>Lithophyllum incrustans</i> Phil. des cuvettes de la région de Roscoff	89
BOCQUET, C., et TEISSIER, G. — Génétique des populations de <i>Sphaeroma serratum</i> (F.). - I. Stabilité du polychromatisme local	103
COGNETTI, G. — Différenciation spécifique et intra-spécifique, par rapport à l'habitat, de Syllidiens de la Manche et de la Méditerranée	113

A paraître dans les prochains Cahiers

- BOBIN, G. et PRENANT, M. — *Electra verticillata* (Ellis et Solander, 1786), Lamouroux 1816 (Bryzoaire Chilostome).
- GUÉRIN, M. — Observations écologiques sur *Convoluta roscoffensis* Graf.
- TEISSIER, G. — Biométrie des Crustacés. - I. Questions de méthode.
- DÉMEUSY, N. — Différenciation des voies génitales mâles du Crabe *Carcinus moenas* Lin. Rôle des pédoncules oculaires.
- FAURE, C. — Etude des phénomènes de reproduction chez *Aglaophenia pluma* (L.).
- PRENANT, M. — Etudes écologiques sur les sables intercotidaux. - I. Granulométries comparées de quelques plages bretonnes.
- BRESCIANI, J. et LÜTZEN, J. — *Gonophysema gullmarensis* (Copepoda parasitica). An anatomical and biological study of an endoparasite living in the ascidian *Ascidrella aspersa*. - I. Anatomie.
- MATRICON, I. — Etude histologique d'*Alcyonidium polyomm* (Hassall). Caractères structuraux spécifiques d'*Alcyonidium mytili* Dalyell (Bryozoaires Cténostomes).
- CHASSARD, C. — Adaptation chromatique chez *Athanas nitescens* (Crustacé Décapode).
- BÉNARD, F. — Sur deux nouvelles espèces d'Acariens marins, *Hyadesia tumida* et *Hyadesia furcillipes*: sous-ordre des Sarcoptiformes, famille des Hyadesidae,

etc...

